



**В.А. Шадрин
М.В. Коровкина**

**Эколого-ценотические особенности
орхидей рода Пальчатокоренник
(*Dactylorhiza* Nevski)**

**(на примере памятника природы
“Игра-Чемошур” Игринского района)**



Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет»
Институт естественных наук
кафедра экологии и природопользования

В.А. Шадрин, М.В. Коровкина

ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОРХИДЕЙ
РОДА ПАЛЬЧАТОКОРЕННИК (*DACTYLORHIZA NEVSKI*)
(НА ПРИМЕРЕ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ
«ИГРА-ЧЕМОШУР» ИГРИНСКОГО РАЙОНА)

Монография



Ижевск
2021 г.

УДК 581.9
ББК 28.592.912
Ш163

Рекомендовано к изданию Редакционно-издательским советом УдГУ

Рецензенты: д-р биол. наук, профессор Н.Г. Ильминских,
кан-т биол. наук, доцент А.Н. Пузырёв

Шадрин В.А., Коровкина М.В.

Ш163 Эколого-ценотические особенности орхидей рода Пальчатокоренник (*Dactylorhiza* Nevski) (на примере памятника природы «Игра-Чемошур» Игринского района). Монография / В.А. Шадрин, М.В. Коровкина – Ижевск: Издательский центр «Удмуртский университет», 2021. – 104 с.

ISBN 978-5-4312-0921-5

Даётся анализ эколого-ценотических особенностей сложного в диагностическом отношении рода Пальчатокоренник в природных сообществах: указываются типологические, геоморфологические, эдафические, микроклиматические, ценотические их особенности. Приводятся виды Пальчатокоренников, встречающиеся на территории Удмуртской республики, с описанием характерных диагностических признаков, главным образом генеративных. Отмечается проблема их широкой межвидовой гибридизации и слабой изученности в республике. Впервые для Удмуртии проведены исследования по выявлению полиморфизма цветка орхидей, на примере Пальчатокоренника Фукса – *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó. На основе приведённых геоботанических описаний выделены растения виды-спутники Пальчатокоренников, встречающиеся в тех или иных растительных сообществах, а также установлена ценотическая позиция активности как видов-спутников, так и пальчатокоренников в целом. Акцентируется внимание на сохранении уязвимых видов в природных условиях.

Монография будет интересна для биологов, экологов, занимающихся проблемами ботаники и сохранением видов в природе, а также полезна студентам – бакалаврам, магистрантам, аспирантам и всем тем, кто неравнодушен к красоте природы, ценит, любит и всячески оберегает её от вандального уничтожения.

УДК 581.9
ББК 28.592.912

ISBN 978-5-4312-0921-5



© В.А. Шадрин, М.В. Коровкина, 2021
© Обложка В.А. Шадрин, О.К. Шадрина, 2021
© ФГБОУ ВО «Удмуртский государственный университет», 2021

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРХИДЕЙ	6
1.1. Краткая ботаническая характеристика семейства Орхидных	6
1.2. Систематическое положение рода <i>Dactylorhiza</i> Nevski (Пальчатокоренник).....	11
1.3. Видовой состав рода <i>Dactylorhiza</i> Nevski (Пальчатокоренник) и его распространение на территории Удмуртии	14
1.4. Краткая характеристика видов рода <i>Dactylorhiza</i> Nevski (Пальчатокоренник), встречающихся на территории Удмуртии	20
1.5. Культивирование орхидных и некоторые лекарственные особенности рода <i>Dactylorhiza</i> Nevski (Пальчатокоренник)	29
ГЛАВА 2. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	34
ГЛАВА 3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ПОЛУЧЕННЫЕ МАТЕРИАЛЫ	38
ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОРХИДЕЙ РОДА ПАЛЬЧАТОКОРЕННИК (<i>DACTYLORHIZA</i> NEVSKI) НА ТЕРРИТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЯ, СВОЙСТВЕННЫЕ И ДЛЯ УДМУРТИИ	41
4.1. Видовой состав рода Пальчатокоренник	41
4.2. Экологические особенности произрастания пальчатокоренников	41
4.3. Гибридные формы между пальчатокоренниками	55
4.4. Полиморфизм цветка, на примере <i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó – Пальчатокоренник Фукса.	59
ВЫВОДЫ	64
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	66
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	67
ПРИЛОЖЕНИЕ	77
1. Виды и гибридные формы пальчатокоренников	78
2. Карта-схема района исследований (памятник природы «Игра-Чемошур»	90
3. Карта-схемы локализации особей пальчатокоренников	91
4. Сводная фитоценологическая таблица геоботанических описаний памятника природы «Игра-Чемошур» и дер. Сундур	98
5. Сводная таблица встречаемости видов-спутников в сообществах с участием Пальчатокоренников (по данным геоботанических описаний)	99

ВВЕДЕНИЕ

В связи с интенсивным освоением новых земель и бурным развитием промышленности – все меньше и меньше нетронутой или неизменной природы и ландшафтов, все больше рукотворных ландшафтов, где зачастую, к сожалению, не сохраняется естественный растительный покров. В результате этого исчезают места обитания многих дикорастущих видов растений. Как следствие, происходит обеднение флоры, упрощение растительных ценозов, утрата генетических ресурсов растительного мира. Особенно уязвимыми являются редкие и исчезающие виды. К числу редких и исчезающих растений относятся и многие виды семейства Орхидные.

Прекрасные и удивительные орхидеи всегда являлись загадкой и влекли не только учёных-исследователей, но и ценителей-коллекционеров, селекционеров и просто любителей экстравагантных явлений в природе к которым, несомненно, относятся орхидеи. Внимания удостоивались главным образом орхидеи тропического и субтропического поясов, как объекты не только вожеленного обладания редкостью или экзотом, но и для выведения новых видов и сортов. Однако их «северные братья» не менее притягательны и интересны, и даже возможно более сложны в изучении их экологических связей в биосистемах, поскольку большая часть их в северных широтах прочно привязана к эдафотопу, а именно к активной деятельности в нём микоризообразователей, а также зачастую представлена малыми размерами, не броскостью и невзрачностью. Они уязвимы и ранимы в природе, которая всё больше сжимается кольцом преобразованной, что, конечно же, требует мер по сохранению разнообразия орхидей в естественной среде путём возможного введения их в культуру. Это было и остаётся актуальным по настоящее время. Не зря такие государства как Англия, Германия, Франция и другие ещё в прошлые века устремляли свои взоры на красоту и необычность орхидей, произрастающих в южных широтах. Их стараниями по пересадке из природы и выведению новых видов и сортов орхидей, список последних не сегодня насчитывает более 30 тысяч.

Работ по изучению эколого-ценотических особенностей отдельных родов сем. Орхидные не так много, в т.ч. и Удмуртии, хотя само семейство во флоре нашей республики представлено весьма значительно. Среди многообразия видов орхидных флоры Удмуртии большое число принадлежит роду Пальчатокоренник. Как объект исследования этот род довольно сложен в изучении его экологических связей в биосистемах, поскольку прочно связан с почвенными грибами, а также в силу их зацветания раз в 10-15 лет и даже более в своей жизни. Сложен род и в диагностическом отношении из-за имеющихся многочисленных гибридов. Способность образовывать между собой постоянно гибриды, не раз ставила исследователей в тупик. Ввиду уникальности таксона он недостаточно изучен на территории Удмуртии и представляет немалый интерес для научного познания одной из сторон его стратегии жизни в природе. В данном случае представленная вниманию работа и есть попытка раскрыть некоторые эколого-ценотические особенности видов

рода Пальчатокоренник в Удмуртии на примере изучения их на территории памятника природы «Игра-Чемошур» и дер. Сундур Игринского района. В этой связи перед нами стояли задачи – выявить видовой состав рода на исследуемой территории и отметить характерные видовые признаки; – с осторожностью и деликатно сделать сборы гербарного материала: основных видов и наиболее часто встречающихся гибридных форм; – составить картосхемы месторасположения особей исследуемых видов на изучаемой территории; – выявить эколого-ценотические особенности произрастания каждого вида: типологические, геоморфологические, эдафические, микроклиматические, ценотические; – установить наличие гибридных таксонов и впервые для территории Удмуртии провести исследования по выявлению полиморфизма цветка, на примере *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó – Пальчатокоренник Фукса, а также дать заключение по сохранению видов в природных условиях.

Авторы, пользуясь возможностью, благодарят учителя биологии школы № 1 пос. Игра Д.Л. Поздеева и директора этой же школы Н.М. Пыдину за понимание и помощь в решении некоторых вопросов, благоприятствующих выполнению работы в 2007-2009 гг.

ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА И НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОРХИДЕЙ

1.1. Краткая ботаническая характеристика семейства Орхидных

Орхидеи – многолетние травянистые растения, произрастающие в разнообразных экологических условиях. Образуют одно из крупнейших семейств растительного мира, Орхидные (*Orchidaceae*), насчитывающее от 20 000 до 30 000 видов (Хржановский, 1976; Вахрамеева и др., 1991), распространенных в основном во влажных тропических лесах Юго-Восточной Азии и Америки (Тахтаджян, 1966; Елина, 1993). Многие обитают в субтропиках и умеренных широтах. Центральная и Южная Америка являются одним из крупнейших центров видового разнообразия орхидей (Белоусова, Денисова, 1983). Отдельные виды орхидей встречаются далеко на севере. Нет орхидей лишь в полярных областях и пустынях (Тахтаджян, 1966; Бузанов, 1972, 1987; и др.).

В 1806 г. выходит небольшая статья А. Гумбольдта «Идеи о физиономичности растений», написанная им по живым впечатлениям от пятилетнего путешествия по странам тропической Америки, где он выделяет в качестве одной из «основных форм» – орхидеи, растущие, по преимуществу, на стволах тропических деревьев и в расщелинах пустынных скал (Гумбольдт, 1936; Серебряков, 1962).

Семейство орхидных отличается разнообразием форм, окраской, часто изумительным рисунком на листочках околоцветника или даже металлическим блеском их (не свойственным растительному миру), распространением – ареалы их разорванные, биологией. Особенно оригинально опыление, изучением которого активно занимался ещё Ч. Дарвин (1950). Он писал «...приспособления, при помощи которых опыляются орхидеи, так же разнообразны и почти так же совершенны, как и самые прекрасные приспособления в животном царстве» (Там же. С. 81). За их красоту и оригинальность В.А. Бузанов (1975, 1987 и др.) называл их жемчужинами растительного царства.

Орхидные представляют собой вершину энтомофильной ветви эволюции однодольных (Тахтаджян, 1966; Вахрамеева и др., 1991). Очевидно, что среди всех насекомоопыляемых растений именно виды этого семейства достигли наибольшего успеха в коадаптации с опылителями (Миркин и др., 2001). В течение длительного периода времени происходило сопряженное развитие орхидей и их опылителей. В процессе этой сопряженной эволюции выработались взаимовыгодные приспособления, насекомые приспособились к переносу пыльцы, а орхидеи так морфологически преобразили цветок, что он приспособился к опылению определенными видами насекомых. У некоторых видов орхидей наблюдается самоопыление, в том числе клейстогамия (Вахрамеева и др., 1991).

Весьма интересный способ опыления наблюдается у офрисов (*Ophrys*). Их цветки напоминают мух, пчел, шмелей, пауков и выделяют летучие вещества, подобные половым феромонам, привлекающие самцов жалящих перепончатокрылых.

Самцы для удовлетворения полового инстинкта посещают один цветок за другим и переносят на своей головке поллинии, производя перекрестное опыление. «Таким образом, – отмечал Ч. Дарвин, – мы видим, что строение цветков Орхидей и строение насекомых, посещающих эти цветки, любопытным образом соответствуют одно другому, – обстоятельство характерное для многих орхидных и других видов растений» (Дарвин, 1950. С. 97). Цветки у венерина башмачка (*Cypripedium calceolus*) привлекают насекомых ярким стаминодием, который служит для них указателем несуществующего нектара (Жизнь растений, 1982; Миркин и др., 2001). В природе их посещают маленькие пчёлы. Ч. Дарвин (1950. С. 216-217) отмечал, что «в природном состоянии *Cypripedium calceolus* опыляется ...при посредстве пчел, принадлежащих к пяти видам *Andrena*». К слову, в 19 столетии Август Любен (1869) башмачок называл «Сапожки», ещё известные его другие названия: «драповая галоша», «Марьин башмачок», «кукушкины сапожки» (Головкин, 1988). В Англии, замечает А.И. Бутейко (1981), называют его дамской туфелькой, в Америке – мокасином.

Среди множества приспособлений для перекрестного опыления для всего семейства существует и универсальное – длительность цветения. У большинства орхидных цветки в ожидании опыления не увядают неделями и месяцами, а за счет того, что цветки распускаются не одновременно то и сами соцветия сохраняются не увядаемыми длительное время. Например, «для каждого вида *Orchis* существует свой определенный период, по истечении которого насекомые перестают прилетать на них» (Дарвин, 1950. С. 96). Неопылённые цветки венерина башмачка настоящего «до двух месяцев сохраняют свежесть и яркую окраску» (Бутейко, 1981. С. 61). Как только происходит опыление – цветок тотчас увядает. Кроме того, запахи цветков чрезвычайно разнообразны – от запаха гниющего мяса до тончайшего аромата духов (Дарвин, 1950; Вахрамеева и др., 1991; Миркин и др., 2001; и др.).

Подавляющее большинство видов орхидей – зеленые, автотрофные растения, но известны среди них и сапрофиты, иногда высокоспециализированные (Бузанов, 1972; Луговые..., 1990; и др.). Особый интерес вызывают два сапрофитных монотипных рода – *Cryptanthemis* и *Rhizanthella* – подземные орхидеи, представленные в Австралии. Растения из этих родов полностью лишены хлорофилла, поэтому их существование на протяжении всей жизни зависит от симбиотической активности ассоциирующих с ними грибов (Жизнь растений, 1982; Белоусова, Денисова, 1983).

Все орхидеи находятся в облигатном симбиозе с почвенными грибами, образуя комплексный орган – микоризу (Бузанов, 1972, 1984; Ефимова, Бузанов, 1974; Жизнь растений, 1982; и др.). Микоризой (грибокорень) называют кончики корней вместе с живущими на них в симбиозе гифами гриба – нитевидными клетками, образующими его тело. Гриб питается органическими веществами из тканей растения и в то же время доставляет ему из почвы воду с растворенными в ней минеральными солями. А, например у Пальчатокоренника пятнистого отмечена эндотрофная микориза, т.е. гифы гриба живут внутри клеток корня (Хржановский, Пономаренко, 1989). Орхидеи не проявляют строгой специфичности по отношению к грибам, и один и тот же гриб

может заражать несколько их видов. В тоже время грибы не одинаково вирулентны по отношению к разным видам орхидных. Большинство грибов, поражающих их, относятся к несовершенным грибам, главным образом к роду ризоктония (*Rhizoctonia*) (Жизнь растений, 1982).

На ранних стадиях развития все орхидные являются облигатно микотрофными (Жизнь растений, 1982). Поэтому орхидеи очень чувствительны к изменению условий обитания. Их семена могут прорасти только при участии гифов почвенных грибов (Белоусова, Денисова, 1983; Елина, 1993). Их зародыш не разделен на корешок, стебелек, почечку и семядоли, как это имеет место у других высших растений. Из зародыша развивается вначале протокорм, абсолютно не напоминающий взрослое растение, а далее из второго развивается орхидея с характерными для неё морфологическими признаками (Бутейко, 1981). Причём сам протокорм – маленькое клубнеподобное образование – живёт без изменений много лет (Герасимов, Журавлев, 1988), 2-5 мм длиной, ведёт подземный образ жизни на протяжении 2-3 лет (Вахрамеева и др., 2014). Отмечается (Вахрамеева и др., 1991), что запасы питательных веществ очень скудные и лишь в зародыше содержится немного жира, крахмала, белков и аминокислот. Кроме того у большинства орхидей практически отсутствует эндосперм, имеющийся у других растений. Всё это обуславливает необходимость сожительства орхидей с грибами. Гифы гриба, проникая из почвы в семя орхидей, снабжают развивающийся организм углеводами, витаминами и другими соединениями. Далее увеличивающийся проросток отдает грибу продукты своего обмена, необходимые для развития гриба. Так формируются симбиотические взаимоотношения между грибом и растением.

По условиям произрастания выделяют эпифитные и наземные орхидеи. Это многолетние травы, обычно автотрофные или иногда сапрофитные наземные, в тропиках чаще эпифитные, иногда лиановые. Наземные виды с волокнистыми или более или менее клубневидно утолщенными корнями и обычно корневищные, эпифитные виды часто с сильно развитыми висющими воздушными корнями, окруженными толстым слоем мертвой губчатой ткани (velamen), поглощающей воздушную влагу и дождевую воду; у некоторых орхидей воздушные корни способны к фотосинтезу (Тахтаджян, 1966). Стебли симподиальные или реже моноподиальные; у эпифитных форм одно или несколько междоузлий в большинстве случаев сильно утолщены и превращены во вздутые клубневидные органы (туберидии, в других источниках – Ефимов, 2012 – тубероиды), служащие для запаса воды и питательных веществ (Тахтаджян, 1966; Жизнь растений, 1982; Миркин и др., 2001). У наземных орхидей – ятрышника, любки, офриса под землей находятся два клубня. Август Любен (1869. С. 361) называл их «парными шишками, цельными или лопастными. Из которых одна прошлогодняя выпускает стебель, а другая (нынешнего года) содержит в верхней части своей почку, долженствующую превратиться в стебель на другой год». Иными словами прошлогодний клубень («шишка») увядающий, мягкий, питательные вещества его используются надземным побегом этого года, и он к концу

сезона темнеет и отмирает. Другой, или второй – молодой и твердый, с паренхимой, заполненной углеводами. Он погружается в почву с помощью столона и из него вырастает побег в следующем году. У многих других орхидей запасными органами могут также служить корневища, листья и утолщенные различным образом корни (Жизнь растений, 1982).

Листья орхидных простые, тонкие или мясистые, влагалищные или стеблеобъемлющие, очередные, двурядные, иногда и супротивные, часто с выраженным сочленением пластинки и влагалища листа, у эпифитных форм редуцированные до небольших бесцветных чешуй. Сосуды в корнях и реже в стеблях, большей частью примитивного типа (Тахтаджян, 1966; Жизнь растений, 1982).

В умеренных областях орхидные – многолетние наземные травы. Они не сразу, да и не всегда заметны на лесных опушках и полянах, в зарослях кустарников, лиственных и хвойных лесах – из-за скромных, неброских цветков, а иногда резко выделяются яркими свечками соцветий среди зелени равнинных и горных лугов и болот (Жизнь растений, 1982). Тем не менее, эти «братья северные» орхидей южных ничуть не уступают по изящности, красоте и оригинальности южным тропическим видам.

Разнообразие экологических условий и длительный эволюционный процесс обусловили огромное разнообразие форм у орхидей. Размеры некоторых из них не превышают 2-3 миллиметров, другие достигают в длину нескольких десятков метров. Соответственно размерам растений варьируют размеры, а также форма и строение их органов. Особенно бесконечно разнообразны цветки, на что обращал пристальное внимание при их изучении Ч. Дарвин (1950).

Несмотря на огромное разнообразие внешнего вида растений семейства орхидных, они имеют единый план строения цветка. Цветки орхидей довольно простые, неправильные, обычно обоеполые, с венчиковидным, или лепестковидным околоцветником, часто двугубым, состоящим из шести, расположенных в два круга, листочков. Пять листочков околоцветника довольно сходны между собой и образуют верхнюю губу или шлем, шестой по строению, размерам, окраске и форме сильно отличается от них и носит название нижней губы (лабеллум) (Любен. 1869; Бутейко, 1981; Жизнь растений, 1982; и др.). Последняя нередко образует при основании шпорец, содержащий нектар – шпоровидный нектарник (Дарвин, 1950; Жизнь растений, 1982). «Виды с коротким и не очень узким нектарником опыляются мухами и пчелами, тогда как виды с нектарником, очень удлиненным или имеющим очень узкий вид, опыляются дневными или ночными бабочками...» – отмечал Ч. Дарвин (1950. С. 90). «Но у многих орхидей... длинный шпоровидный нектарник... – пишет он (с. 248) – настолько утратил эту функцию (запаса нектара – В.Ш., М.К.), что содержит жидкость только в межклеточных пространствах». То есть нектар встречается в шпорце не у всех видов орхидей. В этом случае насекомых зачастую привлекает запах и цвет, и даже разнообразный яркий окрас и некоторые выросты или образования на нижней губе и весь механизм опыления, получается, построен на

обмане, как отмечал Ч. Дарвин (1950) указывая на «безнравственность орхидей». «А яркий стаминодий служит для них указателем несуществующего нектара» (Жизнь растений, 1982, С. 262).

Андроцей у большинства видов представлен одной тычинкой, пыльца находится в связанном состоянии и не может разноситься ветром. У более примитивных орхидных еще сохраняется 3 тычинки. Пыльца экономно упакована в поллинии, не тратится впустую и у большинства видов целиком попадает на рыльце, что способствует оплодотворению не одной тысячи семязачатков, которые находятся в каждой завязи и из которых разовьются сотни тысяч семян. Гинецей состоит из трех плодолистиков, образующих нижнюю завязь, у большей части орхидей спирально перекрученную на 180°. Процесс скручивания завязи носит название ресупинация. Плодущие тычинки и столбик пестика, главным образом, у однотычинковых орхидей обычно срастаются в колонку, или гиностемий – своеобразный орган, характерный лишь для цветка орхидных и не встречающийся ни в каком другом семействе покрытосеменных (Samus, 1929; Жизнь растений, 1982; и др.).

Цветки в пазухах брактей, собраны в колосья, кисти или рацемозные метелки или же одиночные, обоеполые или редко однополые (однодомные или двудомные) (Тахтаджян, 1966). Соцветия орхидных располагаются верхушечно на побеге или формируются в пазухах листьев главного побега, причем большинство высших орхидных имеют боковые соцветия.

Плод орхидных – коробочка с многочисленными мелкими семенами. Количество последних в одной коробочке часто достигает нескольких тысяч и даже миллионов. По этому поводу Ч. Дарвин (1950. С. 244) писал: «Подобное изобилие ... служит признаком низкой степени организации. ...это указывает на скудость приспособлений или на недостаток какой-нибудь подходящей защиты против других опасностей». Зародыш семени чрезвычайно мал и, как уже отмечалось ранее, не дифференцирован (Samus, 1929; Дарвин, 1950; и др.). Семена так легки, что могут переноситься с места на место легчайшим дуновением ветра (Вахрамеева и др., 1991). И всё же подчеркнём словами Ч. Дарвина (1950. С. 245): «Несмотря на поразительное количество семян, производимых орхидеями, всем известно, что они распространены очень скудно».

У орхидных очень четко различаются три типа жизненных циклов: ускоренный, средний и замедленный. Первый характерен для мощных сильных растений, зацветающих в благоприятных условиях на 5-8 лет раньше, чем в случаях замедленного развития (до 17 лет, Башмачок обыкновенный). Оно бывает у ослабленных растений, страдающих от недостатка питания, света и других факторов (например, воздействие других растений, животных и пр.) (Вахрамеева и др., 1991). Ч. Дарвин (1950) на примере *Orchis maculata* отметил, что «только одно семя дает зрелое растение в течение нескольких лет». Таким образом, из всего выше сказанного, можно заострить внимание на том, что результат разнообразия и процветания орхидей – это замечательные приспособления их к постоянно

изменяющимся условиям среды местообитания путём совершенствования перекрёстного опыления, поддерживаемого действием естественного отбора.

1.2. Систематическое положение рода *Dactylorhiza* Nevski (Пальчатокоренник)

Отдел *Angiospermae* (*Magnoliophyta*) - Покрытосеменные (Цветковые)

Класс *Monocotyledones* (*Liliopsida*) - Однодольные

Наиболее крупный отдел растительного царства, насчитывающий более 530 семейств, 13 тыс. родов и до 250 тыс. видов (Жизнь растений, 1980; Миркин и др., 2001; Еленевский и др., 2000; и др.). Цветковые поражают не только своим морфологическим разнообразием, но и разнообразием жизненных форм и широтой спектра условий среды, в которых они могут обитать. Растут в самых экстремальных условиях: в высокогорьях, в арктических и аридных пустынях, на солончаках, в соленой воде на морских побережьях (*Zostera marina*). У них наиболее развита стратегия патиентности и эксплерентности (Миркин и др., 2001). Основные жизненные формы здесь преимущественно травы — однолетние, двулетние и многолетние, реже деревья, кустарники, лианы (Хржановский, 1976).

В филогении высших цветковых растений или покрытосеменных вопрос приоритета или времени происхождения между двумя их классами — однодольными, куда относятся орхидные и двудольными остаётся по-прежнему открытым. Р. Варминг, В. Циммерман, А. Браун, А. Жюссье, А. Энглер, М. Голенкин и другие ставили однодольные раньше двудольных (Шостаковский, 1971; Тахтаджян, 1987). Некоторые вообще не выделяли класс однодольные как самостоятельный (например, Н. Буш). В своё время А.Л. Тахтаджян (1954а) впереди ставил класс двудольных, Н. Кузнецов, Г. Галлир, А. Арбер и др. говорили о параллельности развития и взаимосвязи обоих классов. В дальнейшем А.Л. Тахтаджян отстаивал позицию в том, что однодольные являются потомками древнейших и примитивных двудольных (Тахтаджян, 1954а, б). Современная таксономия воздерживается от каких либо комментариев по этому поводу (Тахтаджян, 1987; и др.), поскольку представители отдельных семейств и тех и других классов уже были известны из мелового периода, во всяком случае, некоторые семейства однодольных с верхнего мела и начала третичного периода (Шостаковский, 1971).

Среди однодольных много высокоспециализированных растений — водно-болотных, луковичных, эпифитов. Однодольные представляют собой вполне естественный ряд развития, где отдельные порядки и семейства взаимосвязаны переходными формами и демонстрируют сходную специализацию. Главный корень полиархного типа. Обычно он недоразвит — рано прекращает свое развитие; его функцию выполняет система придаточных корней. Пожизненно сохраняется

первичное строение. Цветки круговые, тройственные (трехчленные) (Хржановский, 1976; Миркин и др., 2001).

Кроме приведенных выше элементарных отличий однодольных, можно также указать на целую серию их довольно тонких признаков, которые свидетельствуют о глубокой специфической организации и относительной обособленности этого класса в целом, а именно:

- 1) луб однодольных не имеет лубяной паренхимы и состоит только из ситовидных трубок и клеток-спутниц;
- 2) листорасположение двухрядное (дистальное);
- 3) пазушные почки коллатеральные;
- 4) пограничная линия в проводящем пучке между ксилемой и флоэмой дуговидная; древесина облегаает луб;
- 5) запасные вещества и продукты метаболизма (эфирные масла, дубильные вещества, алкалоиды, гликозиды и т. д.) менее разнообразны, их молекулы более простого строения (Хржановский, 1976; Миркин и др., 2001).

С точки зрения морфологии жизненных форм однодольные можно характеризовать как геофиты, т. е. растения, приспособленные к перенесению неблагоприятных условий жизни в почве, куда погружены органы вегетативного размножения — корневища, клубни, луковицы, клубнелуковицы. Многие однодольные — гелофиты, т. е. приспособлены к жизни на болотах и сильноувлажненных почвах (Ярошенко, 1969; Хржановский, 1976; Горышина, 1979; и др.). Наиболее высокоразвитые однодольные стоят на высшей ступени развития покрытосеменных. Таковы, например орхидные. По уровню специализации и по числу видов (полиморфизму) их можно сравнить с астровыми из класса двудольных, с той лишь разницей, что центры сосредоточения видового разнообразия (полиморфизма) этих семейств не совпадают. Большинство видов орхидных (а их насчитывают, как и астровых, до 25 тыс., а то и более) сосредоточено в дождевых тропических лесах, тогда как астровые (в своем подавляющем большинстве тоже травы) распространены преимущественно во внетропических странах с умеренным и даже холодным климатом (Тахтаджян, 1970; Хржановский, 1976; Фукарек и др., 1982; Лесные..., 1988; Луговые..., 1990; и др.). Ф. Фукарек отмечает, что «примерно каждый десятый вид цветковых растений — орхидея! Область наибольшего распространения орхидных... находится в ...Южной и Юго-Восточной Азии... и в тропических районах Южной и Центральной Америки... К северу от тропиков число их быстро уменьшается» (Фукарек и др., 1982. С. 14).

Известно (Вахрамеева и др., 1991), что семейство орхидных в растительном мире, во всяком случае среди однодольных, появилось одним из последних. Относительная молодость и продолжающиеся процессы видообразования создают условия для образования гибридов, как между видами, так и родами семейства. Хотя конечно это не единственный фактор эволюции. Существовало мнение, что «межвидовые гибриды редки... бывают лишь в одном единственном экземпляре»

(Шостаковский, 1971. С. 131). М.Г. Вахрамеева отмечает: «особенно энергично гибридизируют между собой виды рода пальчатокоренник» (Вахрамеева и др., 1991. С. 57). Отсюда определённые сложности не только в их систематике и детерминации, но и в выделении и изучении их популяций в целом.

Семейство *Orchidaceae* (Орхидные) относится к группе порядков, *Corolliflorae* (Венчикоцветные). Это одна из крупнейших родственных групп, куда относятся однодольные с простым венчиковидным околоцветником и с развитыми нектариями. Опыление осуществляется насекомыми, в тропических странах — также птицами. Крупнейшие порядки, относящиеся к этой группе порядков: *Liliales* (Лилейноцветные), *Orchidales* (Орхидоцветные), *Zingiberales* (Имбирецветные) (Хржановский, 1976). В более современных классификациях (Жизнь растений, 1982; Тахтаджян, 1987; и др.) семейство орхидные включено в надпорядок лилейные (*Lilianaes*), куда входят крупные порядки *Liliales* (Лилейные), *Smilacales* (Смилаксовые), *Burmanniales* (Бурманниевые), *Orchidales* (Орхидные), *Bromeliales* (Бромелиевые). В тоже время А.Л. Тахтаджян (1987) последний порядок исключает из надпорядка лилейные, но указывает дополнительно другие.

Порядок *Orchidales* (Орхидные)

Порядок *Orchidales* состоит всего из одного семейства *Orchidaceae* имеющего общую характеристику с порядком (Невский, 1935; Тахтаджян, 1966, 1987; Смольянинова, 1976; Жизнь растений, 1982; Миркин и др., 2001; Маевский, 2006; и др.). В некоторых источниках (Невский, 1935; Шостаковский, 1971; Еленевский и др., 2000) семейство *Orchidaceae* относят к порядку *Microspermae* (Мелкосеменные). В иных, более ранних источниках, например М.И. Голенкин (1937), порядок, куда входит семейство, носит и вовсе экзотическое название — женомужние (*Gynandrae*).

Семейство *Orchidaceae* (Орхидные)

Семейство Орхидные насчитывает около 800 родов и до 30 000 видов (Тахтаджян, 1966). Это исключительно полиморфное и, вместе с тем, монолитное семейство (Хржановский, 1976), но и «самое крупное среди лилиописид» (Тахтаджян, 1987, С. 286). Краткая характеристика семейства приводится выше.

Важнейшие роды семейства - *Cephalanthera*, *Cypripedium*, *Dactylorhiza*, *Epipactis*, *Goodyera*, *Gymnadenia*, *Listera*, *Orchis*, *Platanthera*, даже есть введенные в культуру — культурные растения — *Vanilla* (Миркин и др., 2001). В нашей работе рассматриваются особенности рода *Dactylorhiza* (Пальчатокоренник).

Род Пальчатокоренник (*Dactylorhiza* Neck, ex Nevski) в настоящее время принимают большинство ботаников (Смольянинова, 1976; Вахрамеева и др., 1991, 2014; Аверьянов, 2000; Миркин и др., 2001; Еленевский и др., 2000; Маевский, 2006; и др.). В своё время этот род не всегда рассматривался как самостоятельный таксон и ранее в тех или иных источниках (Снятков и др., 1922; Талиев, 1932; Говорухин, 1937; Флора..., 1954, 1976; Ефимова, 1972; Тахтаджян, 1987; и др.) указывался как род *Orchis* (Ятрышник). Кстати *Orchis* от греческого яичко «по двум округло-продолговатым корневым клубням (туберидиям) некоторых видов, которые прежде

считались признаком того, что растение является средством для возбуждения полового влечения» (Каден, Терентьева, 1975. С. 110). В иных источниках (Kresánek, Krejča, 1977; и др.) наименование рода происходит со старогреческого *orchis*, напоминающего парные детские неразвитые семенники. Собственно особенности корня и позволяют их диагностировать в отдельный род. По этому поводу К. Линней (1753. С. 192) писал, что «корень часто указывает на действительное отличие, однако к нему следует прибегать только, когда нет иного выхода. ...Если имеются другие устойчивые признаки, к корню обращаться не следует...». И далее, ниже «*Orchis* вообще не распознаётся, если не обратиться к корню, который бывает волокнистым, округлым или яичковидным». А «русское название – ятрышник – растение получило из-за формы клубней, от видоизменённого слова ядро – ятро» (Бутейко, 1981. С. 63).

Однако род *Dactylorhiza* отличается от *Orchis* пальчатолопастными клубнями: «Как будто вниз от стебелька, отходит белая рука», писал Н.А. Холодковский (цит. по: Елина, 1993. С. 328). Отличается также зелёными брактеевыми чешуйками, числом хромосом. На основании этого С.А. Невский (1935) выделил его в отдельный подрод и далее в самостоятельный род. Некоторые авторы именуют этот род как Пальчаторник (Аверьянов, 1989, 1990; Цвелёв, 2000; и др.), или Пальчатоятрышник (Бузанов, 1972; Ефимова, Бузанов, 1974; Елина, 1993). Пальчатокоренник от греческого «дактилос» (*daktylos*) – «палец» и «риза» (*rhiza*) – корень, или «Пальчоторень» (Каден, Терентьева, 1975). Род Пальчатокоренник объединяет по разным оценкам около 30 или 50-70 видов, встречающихся во внетропической Евразии (включая Крайний Север), горах Северной Африки и Северной Америки. На территории бывшего СССР данный род насчитывал около 20 видов, в России – 16 (Луговые..., 1990; Вахрамеева и др., 1991, 2014). Все они многолетние корнеклубневые растения с колосовидным соцветием. По данным Л. Джаря (1960 – цит. по Хржановский, 1976), Ф. Фукарека (1982) и других исследователей центром происхождения (по числу видов, а возможно и видового разнообразия) является Южная и Юго-Восточная Азия. Впрочем, род Ятрышник по разным оценкам включает ещё больше видов: от 35 (Белоусова, Денисова, 1983) до 85 или 100 видов растений (Луговые..., 1990; Вахрамеева и др., 1991), широко распространённых по земному шару. Пожалуй, это один из самых широко представленных родов Северного полушария. Но и это лишь толика братьев северных орхидей южных.

1.3. Видовой состав рода *Dactylorhiza* Nevski (Пальчатокоренник) и его распространение на территории Удмуртии

Видовой состав рода. Согласно некоторым литературным источникам, посвященным изучению видового состава орхидных во флоре Удмуртии (Бузанов, 1972, 1975, 1984, 1987; Ефимова, Бузанов, 1974; Баранова, 2006; Баранова, Пузырёв, 2012; Шадрин, 2008а), род Пальчатокоренник на территории нашей республики

представлен довольно малым разнообразием. На территории Удмуртии встречаются следующие виды пальчатокоренников: *Dactylorhiza baltica* (Пальчатокоренник балтийский), *Dactylorhiza cruenta* (Пальчатокоренник кровавый), *Dactylorhiza incarnata* (Пальчатокоренник мясо-красный), *Dactylorhiza maculata* (Пальчатокоренник пятнистый, или крапчатый), *Dactylorhiza russowii* (Пальчатокоренник Руссова), *Dactylorhiza traunsteineri* (Пальчатокоренник Траунштейнера), *Dactylorhiza fuchsii* (Пальчатокоренник Фукса).

Все встречающиеся во флоре нашей республики виды пальчатокоренников, так или иначе, взяты под охрану Красной книги Удмуртии. *D. baltica* (*D. longifolia* – П. балтийский) имеет 3 категорию редкости (Красная книга Удм. респ., 2012). Данную категорию получают редкие виды, которые обычно распространены на ограниченной территории или имеют узкую экологическую амплитуду, либо рассеянно распространены на значительной территории. *D. traunsteineri* (П. Траунштейнера) – 2 категорию. Её получают уязвимые виды (Красная книга Удм. респ., 2012) – растения, у которых численность особей всех или большей части популяций уменьшается вследствие чрезмерного использования, значительных нарушений местообитаний или других изменений среды.

D. cruenta (П. кровавый), *D. incarnata* (П. мясо-красный), *D. maculata* (П. пятнистый), *D. fuchsii* (П. Фукса) подлежат мониторингу на территории республики (Красная книга Удм. респ., 2012). Пока состояние популяций этих видов на территории Удмуртии не вызывает опасения за свою судьбу (Шадрин, 2008а).

Ниже, в таблице 1, указываются вышеперечисленные виды, занесенные в Красные книги соседних регионов и присвоенные им категории редкости (Красная книга Ср. Урала..., 1996; Красная книга РФ, 1998, 2008; Красная книга Коми..., 1999; Красная книга Татарстана, 2006; Красная книга Пермского края, 2008; Красная книга Башкортостана, 2011; Красная книга Удм. респ., 2012; Красная книга Кир. обл., 2014).

Таблица 1

Пальчатокоренники флоры Удмуртии, занесенные в Красные книги различных регионов

Название видов	Категории в Красных книгах							
	РФ	Ср.Ур.	УР	Кир.обл.	Перм.кр.	РТ	РБ	РК
<i>Dactylorhiza baltica</i> (Klinge)	3(2)	2	3	3	3	-	2	-
<i>Dactylorhiza cruenta</i> (O.F.Muell.) Soó	-	-	-	3	-	2	-	3
<i>Dactylorhiza incarnata</i> (L.) Soó	-	3	-	-	-	3	-	2
<i>Dactylorhiza maculata</i> (L.) Soó	-	3	-	3	3	2	-	5
<i>Dactylorhiza russowii</i> (Klinge) Holub	-	-	-	-	-	-	2	-

<i>Dactylorhiza traunsteineri</i> (Saut.) Soó	3(2)	2	2	3	1	1	-	2
<i>Dactylorhiza fuchsii</i> (Druce) Soó	-	3	-	-	3	3	3	5

Примечание: РФ (РСФСР) – Российская Федерация, Ср.Ур. – Средний Урал, УР – Удмуртская Республика, Кир. обл. – Кировская область, Перм. кр. – Пермский край, РТ – Республика Татарстан, РБ – Республика Башкортостан, РК – Республика Коми.

Указанную категорию редкости они сохраняют почти неизменной и в более ранних изданиях Красной книги того или иного региона. Лишь в обновлённом издании Красной книги РФ понижен статус указанных там видов до 3, прежний указан в скобках. Однако, следует отметить или обратить внимание на материал, представленный в указанных Красных книгах который отражает не совсем точные иллюстрации того или иного вида. Главным образом это *Dactylorhiza traunsteineri* и *Dactylorhiza maculata*, в редком случае *Dactylorhiza baltica* или *Dactylorhiza fuchsii*. Это важно для верного визуального представления видов такого сложного в систематическом отношении рода. По этой причине в Красной книге Татарстана отражен, по-видимому, не Пальчатокоренник Траунштейнера, а П. романский; вместо П. пятнистого – П. мясо-красный, П. Фукса представляет больше гибрид с П. пятнистым. В красной книге Коми – П. Траунштейнера больше отражает черты П. пятнистого, в тоже время П. мясо-красный больше похож на П. Траунштейнера. В красной книге Пермского края П. Траунштейнера соответствует П. пятнистому; П. пятнистый – гибрид с П. Руссова. Красная книга Удмуртии: П. балтийский – помесь с П. мясо-красным, П. Траунштейнера – гибрид с П. пятнистым. Красная книга Ср. Урала: П. Траунштейнера соответствует П. пятнистому, П. мясо-красный и П. пятнистый отражают, не в полной мере, гибридные черты с П. Траунштейнера. Красная книга Башкортостана: П. Фукса больше представлен, в данном случае, гибридом на П. Траунштейнера. Красная книга Кир. обл.: П. балтийский показан не в чистом виде, а является здесь гибридом с П. Фукса, в П. пятнистом преобладают больше черты П. Траунштейнера, собственно П. Траунштейнера представляет здесь гибрид с П. Фукса. В обновленном издании Красной книги РФ Пальчатокоренник балтийский больше имеет вид гибрида с П. пятнистым, П. майский – гибрид с П. балтийским.

Собственно говоря, в данном случае путаницу вносят в основном гибриды пальчатокоренников, о которых речь идёт далее в работе. Некоторые погрешности по этому случаю наблюдаются и в иных источниках (Rothmaler, 1972, 1988; Биркмане, Табака, 1974; Редкие... Удмуртии, 1988; Редкие... Чувашской АССР, 1988; Цветовой атлас..., 1990; Walter Rossi, 2002; Губанов и др., 2002; Ефимов, 2012; и др.).

В целом не только Пальчатокоренники, но и другие представители семейства Орхидные являются видами, занесенными в Красные книги Субъектов Российской Федерации и Красную книгу РФ. Такое повышенное внимание к их охране связано не столько с декоративными свойствами, сколько с тем, что многие из них являются индикаторами сохранности растительных комплексов, так как большая часть их

приурочена к узкому диапазону экологических условий того или иного экотопа. Это могут быть самые различные довольно увлажненные местообитания, или же менее увлажненные, но с выходами карбонатов, или же в горных условиях, наличие других физико-химических свойств почв, микосимбионтов, опылителей и т.д.

Распространение. Выше уже было отмечено, что на территории Удмуртии встречаются: *D. baltica*, *D. cruenta*, *D. incarnata*, *D. maculata*, *D. russowii*, *D. traunsteineri*, *D. fuchsii*. На севере республики, где антропогенный прессинг не так сильно выражен, популяции этих видов встречаются чаще, чем в южной половине Удмуртии, где в результате природного, а в большей степени антропогенного остепнения практически не осталось приемлемых местообитаний для выше указанных орхидей, предпочитающих увлажненные, сырые или болотные экотопы (Шадрин, 2001, 2008а). Тенденция их увеличения с севера на юг в европейской части наблюдается в лесной зоне и снижается в степной (Вахрамеева и др., 1991). Эта же тенденция отражается и в проценте содержания однодольных, куда входят орхидные, от цветковых в тех или иных флорах, главным образом в конкретных или локальных флорах. В.М. Шмидтом (1980) показано, что на территории европейской части бывшего СССР процент однодольных падает при продвижении с севера на юг. Те же тенденции, но более резкие отмечены для Удмуртии (Ильминских и др., 1985). В этом смысле Пальчатокоренники не являются исключением.

Наиболее широкое распространение и даже некоторую агрессивность (давление) своих популяций на другие оказывают пальчатокоренник Фукса и мясо-красный. Их популяции на территории Удмуртии по числу особей многочисленны, проходят все стадии онтогенеза, на протяжении многих лет обильно растут, успешно цветут и плодоносят. Больше имеют правовершинный ритм генеративного направления. Но первый вид в южной части Удмуртской республики (УР) встречается более редко, хотя и проявляет выраженную экологическую толерантность на территории республики. Второй менее редок на юге УР и встречается на торфянистых, глинистых и заболоченных поймах в густых травостоях, где плотность его популяций не столь высока, но, тем не менее, особи проходят все стадии онтогенеза и даже выдерживают умеренный выпас рогатого скота. Впрочем, отмечается (Игошева, 2008), при уровне синантропизации 23,5% (довольно высоком! – В.Ш., М.К.) популяция этого вида становится неполночленной, регрессивного типа. Даже роющая деятельность кабанов благоприятно сказывается на развитии П. мясо-красного, где «в древесно-кустарниковых сообществах 4-6 лет сомкнутостью 0.1 ...спектр популяционных локусов полночленный. ...Средняя экологическая плотность – 19.6 ос/м², что значительно превышает тот же показатель в растительных сообществах без пороев кабанов» (Железная, 2009. С. 46).

Довольно неопределенно поведение пальчатокоренников Руссова и Траунштейнера. Очевидно, на территории Удмуртии находится зона их контакта, хотя и отдалённых крайних границ ареалов: первого, как западно- и среднеевропейского (Редкие...Удмуртии, 1988; Вахрамеева и др., 1991), второго – вероятно, как более

северного восточно-европейского (Флора..., 1976). Популяции обоих видов весьма редки, разрозненны, численность особей мала, обычны гибридогенные формы, нежели чистые виды. Гибридизируют не только между собой, но и с другими видами пальчатокоренников – балтийским, пятнистым и Фукса. Возможно, по этой причине пальчатокоренник Руссова не выделяют в самостоятельный таксон и объединяют с пальчатокоренником Траунштейнера, хотя разница в морфологии особенно цветков между ними вполне очевидна. Сравните, например рис. 73 и 76 в работе М.Г. Вахрамеевой с коллегами (1991). Нами эта очевидная разница зафиксирована на фотографиях (см. Прил. 1). В новом определителе (Маевский, 2006) отличительные признаки не описаны, отчего возникают трудности в дифференциации видов. Вероятно, этим объясняется факт распространения на территории Удмуртии лишь пальчатокоренника Траунштейнера (Красная...УР, 2001, 2012). Тем не менее, на пальчатокоренник Руссова, как на самостоятельный таксон, стоит обратить внимание. Тем более такой подход имеет место в литературе (Ефимова, 1972; Флора..., 1976; Редкие...Удмуртии, 1988; Мамаев и др., 2004; Вахрамеева и др., 2014; и др.). Наше указание совместно с пальчатокоренником Траунштейнера (без сборов, но имеются фотографии видов 2007-2009 гг. – см. Прил.1) относится к Игринскому району: памятник природы Игра-Чемошур, северные окрестности пос. Игра (до новой автотрассы на г. Глазов). Июнь, 2007 (Шадрин, 2008а).

Экология и география популяций пальчатокоренника балтийского на территории Удмуртии изучены слабо. Его популяции часто малочисленны и состоят из 4-6, а то и 2-3 особей – это, скорее всего микропопуляции. Особи развиты слабо, имеют небольшой рост, соцветия редкоцветковые, произрастают лишь на моховых болотах, заболоченных лесах, редко на сырых пойменных лугах (Шадрин, 2008а). Возможно, это и обуславливает его уязвимое и неустойчивое поведение на территории нашей республики, где он встречается, главным образом, в северной её половине. Однако позднее другими исследователями и нами подтверждено, что на северо-востоке республики, в Кезском районе (обнаружены местным любителем природы П.В. Бутолиным) встречаются хорошо развитые популяции, состоящие из большого числа особей, крупных, с густым многоцветковым цилиндрическим колосом (см. Прил. 1). Часть особей имеет помесь с пальчатокоренником Фукса, а так же здесь единично и чуть обособлено произрастет пальчатокоренник Руссова. Считается североевропейским и более западным среднеевропейским видом (Редкие...Удмуртии, 1988; Луговые..., 1990). В пределах УР популяции его находятся на границе ареала вида, по-видимому, схожего с таковым Траунштейнера (Флора..., 1976). Возможно, является викарным видом. В силу указанных причин становится не только редким, но и гибридизирует как с широко распространенными агрессивными популяциями пальчатокоренника Фукса, так и с редкими – Руссова и Траунштейнера. Кроме известных местонахождений, указанных в источниках (Редкие...Удмуртии, 1988; Шадрин, 2001; Красная...УР, 2012), в июне 2007 года был обнаружен в Игринском

районе на территории памятника природы Игра-Чемошур (северные окрестности пос. Игра: до новой автотрассы на г. Глазов).

Некоторые исследователи отмечают (Вахрамеева и др., 2014), что важную роль в поддержании популяции пальчатокоренника балтийского играют кабаны, разрыхляя почву, что стимулирует прорастание семян.

Нередок, но встречается спорадично по всей территории Удмуртии, пальчатокоренник кровавый. Его популяции имеют среднюю, не столь обильную численность по сравнению с пальчатокоренником мясо-красным. Особи главным образом низкорослые, но проходят все стадии онтогенеза. Растут чаще всего на открытых сырых и заболоченных местах, торфяниках, даже в старых заброшенных известняковых карьерных выемках и с выходами карбонатов на поверхности почвы. Их редко встретишь среди близкого вида – пальчатокоренника мясо-красного, предпочитает расти обособленными микропопуляциями на более богатых гумусом почвах. Кстати крап на листьях у пальчатокоренников не является или не всегда может являться устойчивым диагностическим признаком в силу высокого полиморфизма особей того или иного вида.

Подобно кровавому ведет себя и пальчатокоренник пятнистый, или крапчатый. Его популяции хотя и малочисленны по числу особей, но встречаются часто совместно с пальчатокоренником Фукса и в основном в центральной и северной части республики (Шадрин, 2008а). Проблема его мнимой (кажущейся) редкости в том, что он схож с пальчатокоренником Фукса. Тем не менее, С.А. Невский (1935. С. 707) отмечает, что эти виды «отличаются не только морфологически, но и по условиям местообитаний, и по времени цветения». Для *Orchis maculata* (*Dactylorhiza*) характерны «замшелые сыроватые леса, их окраины и поляны» (больше всё же окраины лесов и увлажнённые поляны – В.Ш., М.К.). «*O. Fuchsii* – лугово-лесной вид, где нет *Sphagnum*» (часто встречается и на заболоченных лугах – В.Ш., М.К.). Далее он пишет: «В то время как *O. maculata* только еще зацветает, *O. Fuchsii* уже оканчивает цветение или успевает отцвести». Однако мы можем заметить, если их местообитания нарушены, чаще в силу антропогенных факторов или других причин, то происходит выравнивание экологических условий и они оказываются в одинаковой среде. В таком случае фенофазы этих видов совпадают, и как следствие, наблюдается активная гибридизация между ними, что и наблюдается часто в природе. Пальчатокоренник Фукса более устойчив к антропогенным изменениям, нежели пальчатокоренник пятнистый. В местообитаниях последнего всего лишь доля синантропов в 5,4% (по Игошевой, 2008) уже приводит к неполночленной популяции, а возрастной спектр становится больше генеративно-ориентированный (Игошева, 2008).

Имея практически тот же ареал, что и у Фукса, лишь с небольшим смещением к северу по отношению к последнему (Флора..., 1976; Лесные..., 1988), активно образует с пальчатокоренником Фукса гибриды. По этой причине просто просматривается, но популяции встречаются все, же широко по всей республике

(Шадрин, 2008а). Как и пальчатокоренник Фукса образует гибриды с соприкасающимися в Удмуртии крайними границами ареалов пальчатокоренников Руссова и Траунштейнера. Впрочем, среди пальчатокоренников выделяют викарные расы и вариации (Маевский, 2006), которые могут вполне произрастать на территории республики и даже рассматриваться как самостоятельные виды, например пальчатокоренники майский, теневой, дуголистный, Мейера, элодный и др. Польский исследователь М. Jagiello (1986/87) рассматривает некоторые из них в ранге подвида пальчатокоренника Фукса – это элодный, и как вариацию его же – Мейера.

Таким образом популяции некоторых видов (пальчатокоренники Фукса, мясо-красный, кровавый, пятнистый) не вызывают опасений за свою судьбу, тогда как пальчатокоренники Руссова, Траунштейнера, балтийский, имея крайние форпосты своих ареалов на территории Удмуртии, представлены разрозненными, малочисленными, а потому не устойчивыми популяциями. Широкий полиморфизм, а в популяциях так или иначе существует полиморфизм (Кейлоу, 1986), и тем самым генетическое разнообразие пальчатокоренника Фукса, высокая способность его к образованию гибридов с другими видами рода может со временем свести на нет и без того малочисленные чувствительные популяции редких видов, ассимилируя их, путём частой гибридизации, в своей среде. Под генетическим разнообразием, в данном случае имеется ввиду, что у видов проявляющих выраженную экологическую толерантность и имеющих довольно высокую плотность популяций, вероятность обмена генетической информацией выше между близкородственными особями, что приводит, в результате рекомбинации, к существенному увеличению общего набора генотипов и к сохранению более устойчивого дикого типа. П. Кейлоу (1986) пишет, что в природных популяциях эволюция направлена в сторону сохранения гомозиготного дикого типа. В тоже время чувствительные формы считаются продуктивнее и быстро перестраиваются при незначительных изменениях среды. Устойчивые виды менее пластичны, но тратят часть энергии на поддержание «дремлющего» резерва (в понимании Майснера, 1981). В этой связи подчеркнём словами В.А. Красиловой (1977), что и гибридизационные процессы без сомнений связаны с эволюцией физических факторов среды. Широкая гибридизация активизирует и иные процессы, например формообразовательные. Хотя конечно это не единственный фактор эволюции.

Некоторые особенности распространения представителей семейства, в т.ч. и пальчатокоренников на территории Удмуртии приводятся в других работах (Баранова, 2006; Баранова, Пузырёв, 2012; и др.).

1.4. Краткая характеристика видов рода *Dactylorhiza* Nevski (Пальчатокоренник), встречающихся на территории Удмуртии

Поскольку наша работа не является в чистом виде таксономической, а больше направлена на выявление особенностей пальчатокоренников и их разнообразия в ландшафте, то мы не будем сильно налегать на их таксономию. Тем более отмечается

(Freidinger, 1982; Мамаев и др., 2004; и др.), что это систематически сложный род орхидей, где наблюдается «наличие процессов интенсивного видообразования в пределах рода, ...не высокая степень межвидовой дифференциации и легкость межвидовой гибридизации у представителей данного рода» (Мамаев и др., 2004. С. 34). Это род, который всё ещё находится в полном образовании ... легко и часто порождает бастардов (Freidinger, 1982. С. 3).

По семейству орхидей существует весьма солидный пласт публикаций. И всё же анализируя некоторые источники в отношении интересующей нас группы, в т.ч. иллюстративные материалы (Снятков и др., 1922; Camus, 1929; Невский, 1935; Говорухин, 1937; Rothmaler, 1972, 1988; Ефимова, 1972; Определитель..., 1975, 1988, 1994; Смольянинова, 1976; Freidinger, 1982; Bateman, Denholm, 1983; Jagiello, 1986/87; Флора..., 1954, 1976, 1987; Лесные..., 1988; Редкие...Удмуртии, 1988; Редкие...Чувашской АССР, 1988; Цветовой атлас..., 1990; Вахрамеева и др., 1991, 2014; Луговые..., 1993; Цвелёв, 2000; Rossi, 2002; Губанов и др., 2002; Мамаев и др., 2004; Маевский, 2006; Шадрин, 2008а; Ефимов, 2012; Красные книги регионов, указанные выше и др.), постараемся наиболее полно отразить особенности видов рода Пальчатокоренник, известных в пределах УР. При этом мы солидарны с утверждение М.Г. Вахрамеевой, что более важное здесь это их «дифференциация по морфологическим признакам» (Вахрамеева и др., 2014. С. 165). Безусловно, эти качественные признаки всегда имеют основное значение в систематике. В этой связи Б.С. Кузин (1992а. С. 83) писал: «Форма – наиболее специфичное и *самое богатое проявление жизни*» (курсив мой – В.Ш.). Далее он пишет «...единственный способ объективной характеристики группы – это набор её диагностических признаков, ...отличающих её от соседних групп. Их (признаков – В.Ш.) бывает очень мало» (Кузин, 1992а. С. 86). Генетический аспект, по сути, количественные показатели или, по словам Б.С. Кузина (1992а,б) «числовая статистика» имеет значение. Они тоже объективны, но всё упирается в этическую часть исследования видов орхидей, когда их развитие только от семени до цветения затягивается во времени на многие годы и десятилетия. Лишний раз генетический анализ и сбор материала, не имея определённой довольно затратной лабораторной базы, не проведёшь. Да и рука не поднимется проводить для этого повальный сбор наших орхидей, всецело связанных с эдафическими условиями среды. Б.С. Кузин (1992б. С. 89-90) отмечал: «В основе всякого классифицирования лежит сравнение. Это совершается логическим путём, и не обязательно количественно... Для обозначения ранга группы не может быть жестких правил». Таким образом «качественные характеристики не менее объективны» (Кузин. 1992б. С. 88). В дополнение к сказанному выше можно привести ещё такое суждение «...систематики часто различают виды по более удобным признакам» (Медников, 1987. С. 91). Думаем по отношению к нашей группе это, прежде всего наиболее морфоустойчивые генеративные признаки, выработанные в течение длительного времени согласно действующим экологическим условиям местообитаний или условий внешней среды. «Комплекс приспособительных

адаптивных признаков не может возникнуть скачком... Иначе говоря, каждый новый признак не может возникнуть раньше, чем изменятся внешние условия» (Медников, 1987. С. 92). Собственно этот принцип известен в целом для экосистем (Одум, 1986), где местообитания и их экологические условия первичны по отношению к биоте. Подстраиваясь к их условиям, организмы со временем адаптируют эти условия под свою деятельность.

В отношении рассматриваемой нами группы Пальчатокоренников, при характеристике видов мы руководствовались в основном набором их генеративных признаков, которые более стойкие полагаем, нежели вегетативные. Из них это форма губы, угол между крайними, более-менее выраженными лопастями губы, общий рисунок губы, форма и размер шпорца (шпоры), форма соцветия (колоса). Хотя для них присущ определённый полиморфизм, но все, же основная тенденция дифференциации вида в них куда как более очевидная, чем весьма неопределённых, плавающих в параметрах, неустойчивых и сильно меняющихся в среде вегетативных признаков. Эти же признаки (генеративные) берутся во внимание при выделении гибридных форм пальчатокоренников. Дополнительные вегетативные признаки приводятся для полноты характеристики того или иного вида и их гибридов.

***Dactylorhiza baltica* (Klinge) – Пальчатокоренник балтийский**

Губа по форме широко округло-овальная (может быть округло-ромбическая – Вахрамеева и др., 2014), ширина превышает длину, розовато-фиолетовая, трехлопастная, боковые лопасти полукруглые неравно короткозубчатые или городчатые, широкие и короткие по отношению к средней лопасти образуют почти прямой угол, и часто на них нет рисунка или он не выражен. Средняя лопасть широкая яйцевидно-треугольная, короткая или едва превышает боковые, туповатая. Е.Г. Samus (1929) отмечает, что средняя лопасть губы разная. Губа окрашена в светло- реже красно-розовый цвет, с пестрым рисунком из темно малиновых или фиолетовых крапин ближе к зеву. *Шпорец* чуть короче завязи, прямой, короткоцилиндрический или цилиндрически-конический (мешковидный), тупой, беловато-розовый. *Соцветие* густое или редко-цветковое, короткоцилиндрическое, нередко длинноцилиндрическое, иногда слегка конусовидное. Прицветники длиннее или равны цветкам. Длина колоса от 2-4 см и более. Одним из главных отличий данного вида является то, что боковые лопасти губы по отношению к друг другу образуют угол от сильно тупого до почти 180°. «Листья широко ланцетные или эллиптические, с наибольшей шириной выше своей середины, более или менее плоские, пятнистые. ... Доли клубней более или менее внезапно суженные в тонкие корни» (Маевский, 2006. С. 172). Занесен в Красную книгу УР, относится к 3 категории редкости – редкие виды (Красная книга Удм. респ., 2012). Северо- и центральноевропейско-западносибирско-алтае-саянский, в целом бореально-европейский вид (Флора..., 1976; Иллюстрированный определитель..., 2007; и др.).

Ареал считается дизъюнктивным, где основная часть расположена в Западной Европе и в Прибалтике (Ареалы..., 1983).

Лесные моховые болота, сырые луга с выходами карбонатов, низинные луга и берега ручьев, иногда в более сухих местах. Очень редко. Клубнеобразующий многолетник, геофит, гигрофил.

***Dactylorhiza cruenta* (O.F. Muell.) Soó – Пальчатокоренник кровавый**

Губа округло-ромбовидная по краю городчато-зубчатая, в среднем более мелкая, чем у пальчатокоренника мясо-красного, слегка трёхраздельная, или почти цельная, чуть шире своей длины, фиолетово-пурпурная с темно-пурпурными пятнами, или имеет равномерное (сплошное) окрашивание. Боковые лопасти образуют между собой угол от прямого до острого. Чаще всего «губа цельная, тупая, по краям чуть городчатая» (Вахрамеева и др., 2014. С. 165). *Шпорец* почти равен завязи или чуть длиннее, цилиндрический или цилиндрически-конический, туповатый. Хотя Е.С. Самус (1929. С. 226) отмечает «шпора островатая, слегка дугообразная, короче губы». *Соцветие* яйцевидное или яйцевидно-цилиндрическое, от рыхлого до густого, 5-7 см длиной. Прицветники тёмно-пурпурно-фиолетово пятнистые, равны или чуть длиннее цветков. «Линейно-ланцетные пятнистые, заострённые» (Самус, 1929. С. 226). Листья с наибольшей шириной ближе к основанию, «сверху и снизу пятнистые, буровато-лиловые пятна... часто между собой сливаются» (Маевский. 2006. С. 171). Очень редко самые нижние листья бывают 4-5 см ширины. Является претендентом на включение в Красную книгу Удмуртии. Ранее (Красная книга Удм. респ., 2001) был отнесён к 4 категории редкости. Центральнo- и североевропейско-среднесибирский, в целом евразийский вид (Иллюстрированный определитель..., 2007; Вахрамеева и др., 2014). На европейской территории занимает преимущественно северо-восточные районы, заходя в среднюю Норвегию (Ареалы..., 1983).

Пойменные луга, богатые гумусом, переходные торфянистые, изредка низинные болота. Встречается и на карбонатных почвах, карьерных выемках с карбонатами. Редко. Светолюбивый клубнеобразующий многолетник, геофит, гигрофил. В большинстве по своим местообитаниям не пересекается с близким видом Пальчатокоренником мясо-красным. В случае соприкосновения или соседства местообитаний этих видов, непременно образуются гибриды. Существуют взгляды рассматривать вид как вариацию П. мясо-красного (Ефимов, 2012), в иных источниках описание выше приводимого нами вида по некоторым признакам совпадает с последним, очень переменчивым типом (Freidinger, 1982).

***Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó – Пальчатокоренник мясо-красный**

Отмечается (Вахрамеева и др., 2014), что это сильноизменчивый вид.

Губа обратно широкояйцевидная (или ромбовидно-овальная – Самус, 1929), со слабо выраженными боковыми долями, неясно трёхлопастная, реже цельная, по краю мелкозубчатая или неправильно городчатая красновато-тёмно-красная, с лилово-

розовым или тёмно-пурпурным рисунком. Угол между боковыми долями острый. *Шпорец* короче завязи, конически-цилиндрический, бледноватый. *Соцветие* удлинённое густое, цилиндрическое, иногда сужается к верху, до 10 см. Прицветники длиннее цветков, без пятен, окрашены одноцветно – фиолетоватые, пурпурно-бурые или зеленоватые. Нижние листья с наибольшей шириной в нижней половине или близ основания. Верхние стеблевые листья достигают основания соцветия. Листья зеленые ланцетные или узколанцетные, без пятен. В Удмуртии, как претендент на включение в Красную книгу УР, подлежит мониторингу (Красная книга Удм. респ., 2012). Европейско-среднесибирско-восточноазиатско-древнесредиземноморский, в целом бореально-евразийский вид (Флора..., 1976; Горчаковский, Шурова, 1982; Иллюстрированный определитель..., 2007).

Пойменные сырые и заболоченные луга, низинные травянистые болота. Редко. Клубнеобразующий многолетник, геофит, гигрофил. Опыляется шмелями, пчёлами (Вахрамеева и др., 2014). Встречаются растения с белыми цветами, которые Е.С. Самус (1929. С. 225), без описания их особенностей, относит к *var. ochroleuca*. Однако, по мнению Л.В. Аверьянова (Вахрамеева и др., 2014. С. 176) их необходимо выделять как самостоятельный вид. Следует здесь заметить, важно отличать эти формы от альбиносных, ибо у них ближе к зеву губы (или сам зев) наблюдается легкое желтое окрашивание, чего нет у чисто белых форм, или альбиносов. Для примера приведём снимок, сделанный зоологом-микологом В.И. Капитоновым, обнаруженного им вида в окрестностях г. Тобольска Тюменской области в июне 2019 года (см. Прил. 1). В Удмуртии нами не обнаружен, да и как самостоятельный вид – Пальчатокоренник жёлто-белый известен «на Урале всего в двух местах» (Мамаев и др., 2004. С. 36).

***Dactylorhiza maculata* (L.) Soó – Пальчатокоренник пятнистый**

Губа обратно-почковидная или округлая, неглубоко или коротко трёхлопастная, с широкими боковыми долями и маленькой, неглубоко вырезанной короткой широко-треугольной или тупой средней лопастью, не выделяющейся от боковых вперёд, находясь с ними на одном уровне. «Боковые доли закруглённые, с зубчатыми краями» (Самус, 1929. С. 236). Угол между боковыми лопастями от острого до тупого. Губа по ширине превышает длину, розовато-лилового цвета с мелкими и крупными фиолетовыми пятнами. Однако форма губы бывает разной, чаще напоминает П. Фукса. На одних и тех же растениях ранее отмечались цветки с короткой средней лопастью и длинной как у П. Фукса (Флора..., 1976, С. 132). *Шпорец* чуть короче или почти равен завязи, прямой цилиндрический, округло-заострённый. *Соцветие* яйцевидно-цилиндрическое, густое, разной длины. Прицветники короче цветков. «Нижние листья от линейных до широколанцетных, на верхушке островатые, обычно килеватые, с наибольшей шириной близ середины; пятна на листьях округлые» (Маевский, 2006. С. 171). Как «краснокнижный» претендент, на территории Удмуртии подлежит мониторингу (Красная книга Удм.

респ., 2012). Европейско-западносибирско-алтае-саянский или евро-сибирский, в целом бореальный евразийский вид (Флора..., 1976; Иллюстрированный определитель..., 2007; Вахрамеева и др., 2014). Считают европейским лесным видом, заходящим лишь незначительно на Урал (Ареалы..., 1983).

В основном в лесной зоне, заболоченные и сырые места, низинные и сфагновые болота, заболоченные и пойменные леса. Редко. Клубнеобразующий многолетник, геофит, гигрофил. В юго-восточной европейской части России больше встречается *D. maculata* var. *elodes* (Griseb.) Aver. с широкой, почти цельной и белой губой (Маевский, 2006). Некоторые исследователи в Европе иногда рассматривают эту вариацию в ранге subsp. *elodes* (Jagiello, 1986/87). Растения, у которых цветы имеют хорошо выраженную трёхраздельную, или трёхлопастную губу E.G. Camus (1929. С. 237) относит к var. *trilobata*. Думаем, что это относится к близкому, ещё более полиморфному виду Пальчатокореннику Фукса. Тем более в своей монографии Camus, в начале описания выше указанного нами вида показывает *O. maculata* incl. *O. Fuchsii* (Там же. С. 237). Однако полного описания для П. Фукса не приводит, даже в качестве var. *trilobata*, но даёт интересную информацию по опылению или посещению этих видов перепончатокрылыми и двукрылыми насекомыми – *Bombus pratorum* L., *B. agrorum* F., *Empis livida* L. Замечены также пчёлы, бабочки и другие мухи (Вахрамеева и др., 2014).

***Dactylorhiza russowii* (Klinge) Holub – Пальчатокоренник Руссова**

Губа цельная или почти цельная, широко-округло конусовидная или округло-ромбовидная (имеет тенденцию к слиянию, т. е. без выреза), с выраженной угловато-конусовидной длинной оттянутой или туповатой вытянутой средней частью. Выделяют губу и как «коротко-трёхлопастную или с оттянутым центральным зубцом» (Вахрамеева и др., 2014. С. 189). Губа от бледно-розовой до тёмно-пурпурной ближе к центру. Как правило, рисунок имеется только в центральной части губы из редких фиолетовых пятен или без рисунка. *Шпорец* короче завязи, широко-конический, слегка изогнутый или прямой. *Соцветие* шаровидно-яйцевидное, рыхлое. Прицветники нижних цветков длинные. Листья ланцетные или линейно-ланцетные отклоненные от стебля. Часто этот вид не выделяют в самостоятельный таксон, а объединяют с видом Пальчатокоренник Траунштейнера, хотя разница в морфологии особенно цветков между ними вполне очевидна. Поэтому мы, вслед за М.Г. Вахрамеевой (Вахрамеева и др., 2014) также рассматриваем указанный таксон как самостоятельный. В отдельных работах (например, Мамаев и др., 2004) он также характеризуется как самостоятельный вид. E.G. Camus (1929. С. 229) указывает его в качестве вариации вида *Orchis angustifolia* Lois. ap Reichb. (*Dactylorhiza* – В.Ш.). Последний очень вариабельный, даёт гибриды, а возможно и сам является гибридом (Там же. С. 226). Ввиду слабой изученности на территории Удмуртии, вид находится в неопределённом статусе охраны. Северо- и центральноевропейско-западносибирско-алтае-саянский или евро-сибирский вид

(Иллюстрированный определитель..., 2007; Вхрамеева и др., 2014). В основном среднеевропейский вид.

По сырым и заболоченным лугам, переходным и ключевым болотам. Очень редко. Клубнеобразующий поликарпик, геофит, гигрофил. E.G. Camus (1929. С. 229) указывает гибриды для var. Russowii J. Klinge: *O. incarnata* × *maculata*, *incarnata* × *maculata* × *latifolia*; (*latifolia* × *incarnata*) × *maculata* – *F. patens*, *incarnata* × *latifolia* – *F. arcuata*.

***Dactylorhiza traunsteineri* (Saut) Soó – Пальчатокоренник Траунштейнера**

Губа широко-округлая почти цельная, по краю неправильно городчатая с коротким срединным зубчиком (лопастью) или неясной тупой средней долей. В таком случае угол между боковыми полукруглыми лопастями ближе к острому. Губа от розовато-фиолетовой до светлого лилово-розового или розового оттенков, с более тёмно-фиолетовым линейным рисунком, вырисовывающим ближе к центру (зеву) так называемые «глазки» на фоне пятен губы. Шпорец почти равен завязи, короткоцилиндрический, прямой, туповатый, с небольшим сужением к концу. Соцветие шаровидное или овальное, густое или слегка рыхлое. Прицветники почти равны или едва короче цветков, нижние довольно длинные. «Листья линейно-ланцетные, ...с наибольшей шириной ниже середины, ...без пятен или с едва заметными пятнами» (Маевский, 2006. С. 172). Занесен в Красную книгу УР (2012), относится ко 2 категории редкости – уязвимые виды. В основном бореальный евразийский или евро-сибирский вид (Флора..., 1976; Вахрамеева и др., 2014). Растение по преимуществу северной и средней Европы (Ареалы..., 1983).

Сырые луга на границе с моховыми болотами, в сфагновых сосняках и ельниках, в смешанных лесах и кустарниках. Растёт одиночно или небольшими группами. Численность сокращается в связи с осушением болот, рубкой леса, сенокошением (Горчаковский, Шурова, 1982). Очень редок. Клубнеобразующий многолетник, геофит, оксифил. В сильно обводнённых местах редко встречаются особи с очень узкими, сложенными, килеватыми, изогнутыми листьями, выделяемые как var. *curvifolia* (Nyl.) Aver. – пальчатокоренник дуголистный (Маевский. 2006).

E.G. Camus (1929. С. 228) даёт описание Пальчатокоренника Траунштейнера тоже как вариацию вида *Orchis angustifolia*. Он пишет: губа цельная, широко-овальная обратно-сердцевидная, туповатая. Если неясно трёхлопастная, то средняя лопасть зубчатовидная, боковые очень широкие. Цветы крупные, немногочисленные... пурпурные. Шпора цилиндрически-коническая, мешковатая, тупая, короче завязи. Соцветие компактное цилиндрическое или овальное. Прицветники равны цветам, нижние превышают цветы. Листья плоские, линейно-ланцетные или линейные, пятнистые. Короткое, но схожее описание даёт L. Freidinger (1982. С. 6-7), где указывает, что губа нераздельная или просто имеет намёк на неясную трёхлопастность, лист пятнистый, стебель немного полый, и т.д.

***Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó – Пальчатокоренник Фукса**

Губа широкоовально-обратнойцевидная или округлая, глубоко трёхраздельная (до середины губы и более), обычно с равными по ширине закруглёнными лопастями, срединная заострённая лопасть по длине зачастую превышает боковые доли. Губа обычно бледно розовато-лиловая, с пестрым рисунком. В средней части губы, ближе к зеву, просматривается линейный рисунок небольших «глазков». Угол между боковыми лопастями в большинстве острый, изредка прямой. *Шпорец* равен или чуть длиннее завязи, узкоцилиндрический, конусовидный, прямой или дугообразный. Очень полиморфный вид по форме губы, особенно средняя лопасть губы, которая нередко бывает сильно удлинённая, острая, намного превышает боковые доли. Схож часто с П. пятнистым и даже считается или включается в состав последнего (см., например, Camus, 1929. С. 236-237; Freidinger, 1982; Jagiello, 1986/87; и др.). *Соцветие* густоцилиндрическое, многоцветковое, большой длины (до 10 см и более). Прицветники короче цветов. «Нижние листья от широколанцетных до обратнойцевидных, на верхушке большей частью закругленные, без киля или едва килеватые, с наибольшей шириной выше середины, без пятен или пятнистые; пятна обычно продолговатые, расположенные поперек листа», могут сливаться (Маевский, 2006. С. 171-172). На территории Удмуртии подлежит мониторингу как претендент на включение в Красную книгу (Красная книга Удм. респ., 2012). Сибирско-европейский луговой бореальный, в целом бореальный евразийский, но преимущественно европейский вид (Флора..., 1976; Горчаковский, Шурова, 1982; Красная книга Ср. Урала..., 1996; и др.). В иных источниках (Ареалы..., 1983; и др.) указывается как евразийский лесной вид.

Широко распространённый толерантный вид хвойных лесов, лесных полян, опушек, сырых лугов, окраин заболоченных участков или болот, в зарослях кустарников. В отдельные годы образует на влажных лугах большие скопления. Местообитания сокращаются в связи с осушением болот, вырубкой леса и т.п. (Горчаковский, Шурова, 1982). Клубнеобразующий многолетник, геофит, гигрофил. На открытых заболоченных пространствах нередко встречается *var. meyeri* (Reichenb. fil.) Soó (Jagiello, 1986/87; Маевский, 2006). Думается что, это слабо развитые особи описываемого вида. В заболоченных моховых лесах такие экземпляры тоже встречаются. Кстати, итальянский исследователь Walter Rossi (2002) эту вариацию относит к подвиду вида П. пятнистый. Так же нам попадались особи с чисто белыми цветами. Впрочем, и в Европе редко отмечают такие особи «с чисто белыми цветами без рисунка» (Freidinger, 1982. С. 7). Растения, развивающие в колосе очень длинные прицветники, особенно нижние – в 2-3 раза длиннее цветов, относят к *var. longibracteata* (Schur) Vöth (Jagiello, 1986/87). Л.В. Аверьянов (1989, 1990) считает вид сборным, как и близкий с ним *D. maculata*. Это возможно указывает на то, что таксоны находятся ещё в процессе эволюционного видообразования.

Довольно агрессивный вид в отношении гибридизации с другими пальчатокоренниками. Только один пример, L. Freidinger (1982. С. 7) примечает, что

«смешанные популяции *D. fuchsii* и *D. majalis* являются, возможно, даже триплоидными помесью с *D. maculata*». Гибриды между *D. fuchsii* и *D. majalis* названы как *D. × braunii* (Halácsy) Borsos et Soó (Jagiello, 1986/87). Гибриды пальчатокоренников нами рассматриваются ниже в работе. Указанную орхидею – П. Фукса посещают или опыляется перепончатокрылыми и двукрылыми насекомыми: одиночная и медоносная пчела, шмели, сирфиды, мухи (Вахрамеева и др., 2014).

Приведём здесь ещё одного представителя данного рода – П. майский. В Европе он носит ещё название широколистный (*D. latifolia*) (Camus, 1929; Rotmaler, 1972; Freidinger, 1982; и др.). Последнее название приводится и для П. мясо-красного или предлагается как его синоним (Флора..., 1976; Bateman, Denholm, 1983; и др.). Очевидно, считают *D. latifolia* сборным видом, что на наш взгляд всё же не соответствует действительности, и в этой связи постоянно возникает путаница по отношению к таксону. Обнаруженный нами вид по описанию совпадает с *D. majalis*, что дают E.G. Camus (1929. С. 232), L. Freidinger (1982. С. 6) и др. Возможно это местный гибрид, образуемый между произрастающими рядом другими видами. Однако другие виды нами не обнаружены на то время (2010 г., конец июня). В лучшем случае, при сравнении собранного нами экземпляра с полными описаниями других пальчатокоренников, приводимых С.А. Невским (1935), можно отдалённо указать более вероятный гибрид (если таковой) между *D. majalis*, *cruenta*, *Traunsteineri*, либо *cruenta* × *Traunsteineri*, или же *maculata* × *Traunsteineri*, которые по форме и размерам листьев (широкие с сужением к верхушке), широко конусовидному соцветию с длинными прицветниками, фиолетово-пурпурным цветам и форме губы (широко-ромбовидная, равная по ширине или чуть шире длины, неясно трёхлопастная) очень похожи или близки к П. майскому. Тем более отмечается, что П. майский – богатая форма и даже выделяют, к нашему интересу, кроме прочих описываемых подвидов, subsp. *Traunsteineri* или *traunsteinerioides* (Freidinger, 1982; Bateman, Denholm, 1983). Иллюстративный материал, приводимый W. Rossi (2002), также отражает большую схожесть, показанного там вида *D. majalis* с нашим гербарным сбором.

***Dactylorhiza majalis* (Rchb.) Hunt & Summern. (=latifolia=) – Пальчатокоренник майский**

Губа широкоокругло-овальная, коротко трёхраздельная с небольшой широкотреугольной средней лопастью. Ширина губы чуть превышает длину, или равна. Боковые лопасти широкие, по краю неравногородчатые, образуют прямой или слегка тупой угол между собой. «Средняя лопасть меньше боковых, короткая, тупая, боковые ромбические» (Вахрамеева и др., 2014. С. 187). Губа по цвету розово-фиолетовая со сплошным тёмно-фиолетово-пурпурным окрашиванием ближе к центру, отчего по краям боковых лопастей и средней доли просматривается широкая розовая кайма с редким точечным рисунком. *Шпорец* короче завязи, прямой, широко цилиндрически-конический, слегка затуплённый, бледно-розовый. Цветы крупные.

Соцветие от чуть рыхлого до густого, цилиндрическое или овальное. Прицветники тёмнопурпурно буровато-пятнистые, длиннее цветов. Листья широко-ланцетные, нижние 5-6 см шириной по всей их длине, средние чуть уже (3-4 см), сверху и снизу, особенно ближе к середине и к концу, пятнистые. Буровато лиловые пятна, иногда сливаясь, окрашивают срединную и верхнюю часть листа. «Изменчив по вегетативным признакам. Листья до 3 см ширины» (Вахрамеева и др., 2014. С. 185). Для Удмуртии первое местонахождение данного вида, обнаруженного на низинно-переходном болоте в количестве 4 особей в северных окрестностях с. Зура Игринского района. Является центрально и северо-европейским видом. Встречается в Европе, Кавказе, России (Самус, 1929), предпочитая гумусовидные почвы. С.А. Невский (1935) указывает вид и для Волжско-Камского региона. В основном европейский вид (Вахрамеева и др., 2014).

Е.Г. Самус (1929. С. 232) приводит такое описание таксона: губа трёхлопастная, более широкая чем удлинённая, клиновидная, фиолетово-пурпурная по краю розоватая, боковые лопасти цельные или зубчатые, туповатые, округлые, редко острые, немного отклонённые назад, средняя небольшая, более-менее вытянутая. Шпора цилиндрически-коническая, прямая или согнутая вдоль завязи, немного короче завязи. Цветы средние или крупные, пурпурно-фиолетовые, редко бледные в плотном удлинённом колосе или слегка расставленные. Прицветники зелёные, пурпурные, ланцетовидные (островатые). Листья шириной 4-7 см, пятнистые, слабо или без пятен, расширенные к середине. Лист достигает основания колоса. Здесь следует заметить, что Самус (Там же. С. 231-232) указывает для таксона такие названия: *Orchis latifolia (majalis)*, *incarnata var. major*, *incarnata, var. incarnata, cruenta, var. Traunsteinerii*, или ssp. Описание им *var. brevifolia* (с. 234), близкое к П. Траунштенера, довольно схоже с выше указанным нами видом, *var. lapponica* представляет гибрид *latifolia* × *incarnata*. Там же интересна информация по посещению или опылению орхидеи некоторыми видами насекомых: *Apis mellifica* L. ♀, *Bombus agrorum* F., *B. confusus* Sch., *B. terrester* L., и другие шмели, а также виды рода *Halictus* (*H. leucozonius* Sch. ♀).

1.5. Культивирование орхидных и некоторые лекарственные особенности рода *Dactylorhiza* Nevski (Пальчатокоренник)

В этом аспекте, как правило, уделяется много внимания крупным тропическим орхидеям и имеется немало работ, опубликованных в академических журналах, монографиях, журнале «цветоводство» и т.д. У нас в стране одна из таких работ (Герасимов, Журавлёв, 1988) раскрывает их выращивание, содержание в культуре. По орхидеям внетропической области большинство работ встречается по выращиванию корневищных видов, из которых приоритет больше отдаётся башмачкам и др. Они легче приживаются в грунте, нежели орхидеи, образующие клубни.

Флора Удмуртии содержит немало красивоцветущих и лекарственных видов орхидей. Однако введением их в культуру занимались лишь немногие исследователи, поскольку этот процесс очень трудоемкий и требует много времени, к тому же здесь необходима ещё и аккуратность. Несмотря на это работы по культивированию отдельных видов семейства орхидных все же проводились. Например, у В.А. Бузанова (1972, 1984, 1987) приводятся данные по культивированию некоторых местных видов орхидей. Вот что он пишет по поводу Пыльцеголовника красного: «приручить к условиям культуры прекрасную орхидею непросто... Пересадку из естественных мест обитаний в сад она из-за хрупкости корней и корневищ почти не переносит... Нелегко вырастить и из семян...» (Бузанов, 1984. С. 72-73, 1987. С. 20). Когда В.А. Бузанов работал на Республиканской станции юннатов (ныне Республиканская экологическая станция), один из авторов работы (В.Ш.) бывал на его испытательном участке, где он выращивал (культивировал) Башмачок настоящий, крупноцветковый и Любку двулистную, которые на тот момент были в хорошем вегетативном состоянии, не подавая ни малейших признаков на их отмирание. Однако у него имеется опыт успешного культивирования в своём саду клубнеобразующей орхидеи Пальчатокоренника мясо-красного (Бузанов, 1972, 1987). Для нас, безусловно, интерес представляют данные по культивированию видов рода Пальчатокоренник. Все они клубнеобразующие и поэтому их сложнее содержать в условиях культуры. Например, пальчатокоренники Руссова, пятнистый, мясо-красный, Фукса, жёлто-белый и некоторые другие виды орхидей короткое время (2-5 сезонов) сохраняются в культуре, а затем выпадают (Мамаев и др., 2004. С. 90). «Хотя хорошо переносят пересадку на участок, на 2-3 год сильно повреждаются грибковыми заболеваниями... что приводит к выпадению их растений» (Там же. С. 90). Тем не менее отмечается, что «ряд видов *Dactylorhiza* вполне... успешно культивируется (Москва, С.Петербург, Киев), в т.ч. могут образовывать самосев» (Там же. С. 91). О культивировании некоторых видов Пальчатокоренников отмечает М.Г. Вахрамеева с коллегами (2014): это *D. baltica* и *D. incarnata* (в Ботанических садах), *D. fuchsii* (Москва, С.Петербург, Екатеринбург и др.), *D. maculata* (Ботанические сады России), *D. Russowii* и *D. Traunsteinerii* (в Ботаническом саду МГУ), но указывается, что в культуре не устойчив *D. cruenta*. Мало сведений по культивированию, во всяком случае, нам не известны такие данные по *D. majalis*.

Но здесь мы обратимся к опыту культивирования в наших условиях Пальчатокоренника мясо-красного В.А. Бузановым. Результаты изложены им в дипломном проекте (Бузанов, 1972). Описание орхидеи смотрите выше. В течение четырёх лет в своём саду В.А. Бузанов проводил наблюдения над названной орхидеей. Особь была перенесена на опытный участок из природной обстановки, находясь в фазе цветения, в июле месяце. Выкопанное с небольшим комом земли, растение было посажено на открытом солнечном месте. Почва на участке была легкая, окультуренная, слабо удерживающая воду. Для создания растению водного режима, близкого к естественному, производился частый обильный полив. Чуть

позднее было пересажено еще несколько экземпляров П. мясо-красного. Один из них перенесён даже без земляного кома. Все перенесенные экземпляры П. мясо-красного прижились в условия культуры. Не было замечено деградации растений, а наоборот, установлено прогрессивное их развитие и укрупнение, увеличение количества цветков в соцветиях (от 46 до 51). Данные наблюдения показали, что выращивание растения в условиях меньшего, чем в природе водоснабжения, существенно не отражается на их росте и развитии. К тому же хорошо переносят пересадку. Позднее В.А. Бузановым (1972) был поставлен опыт культивирования еще одного вида из рода Пальчатокоренник – П. пятнистого, но, по-видимому, лишь для установления его реакции на пересадку. К сожалению, далее он не проводил исследования. Позднее (Мамаев и др. 2004) было установлено, что пальчатокоренники сохраняются в культуре лишь короткое время.

Перенос из природных естественных местообитаний и выращивание в условиях культуры производились В.А. Бузановым лишь в единичных случаях и совершенно недопустимы, отмечал он, в больших масштабах, так как массовая выкопка редких и исчезающих растений принесет непоправимый вред природе (Бузанов, 1972, 1984, 1987).

Однако и в настоящее время интерес к изящным, редким, декоративным орхидеям остается, высок. На многих сайтах садоводов-любителей в Интернете можно почерпнуть полезные советы об условиях выращивания и размножения орхидей разных родов. Вот что пишут о Пальчатокоренниках, поскольку это в наших интересах для данной работы, и некоторые комментарии из интернет-форумов посвященных выращиванию этих орхидей.

Светлана Озерова – автор статьи «Благодарная дактилориза» пишет: «Теперь в нашем саду несколько видов пальчатокоренника. Главное условие их свободного расселения - не срезать цветоносы осенью, а аккуратно вытаскивать их весной после схода снега. Одна особь дает до 200 тыс. семян. Проростки с одним листом появляются на 2-3-й год. Вегетативно пальчатокоренники хорошо размножаются на легкой слабокислой почве, состоящей из верхового торфа, песка и хвойного опада. Мульчирование хвоей проводим два раза в год: весной и осенью» [1].

Участник одного из интернет-форумов – «Karmelita», отмечает про один из видов пальчатокоренников: «К сожалению, даже не знаю, как он попал к нам на участок. Сейчас он приобрел форму легкого сорняка, каждую весну его пятнистые розеточки вылезают в самых неожиданных местах. То между плитками дорожки, то в кустах лилейника, то рядом с клематисом» [2]. Возможно он там был ранее – в банке семян почвы.

«Zoika» пишет: «Я выращивала пальчатокоренник пятнистый, посадила на участке на приподнятую клумбу и хорошую землю. Прижился хорошо, рос и цвел. Но одной зимой, очень морозной, вымерз видимо. А через несколько лет меня ждал сюрприз. Весной я обнаружила целую поляну пальчатокоренников. Поселились они недалеко от той клумбы. Земля там глинистая, тяжелая. Это мне привет от первой

орхидеи. Растут они в одном месте, компактной группой. Наверное, туда ветер дул и занес семена [3], и др.

Есть и ошибочные мнения [4], где указывается, что Пальчатокоренник иногда выращивают как садовое или комнатное растение. Весьма конечно сомнительно, особенно в качестве последнего. К тому же ещё говорится, что размножение осуществляется делением корневищ весной. Эти орхидеи клубнеобразующие и нет указаний в академических источниках на их искусственное размножение, тем более клубней (туберидий), а не корневищ, которых они не образуют.

В России также достаточно успешно осуществляются работы по размножению некоторых видов орхидных *in vitro* с целью их интродукции в ботанические сады, питомники, и пересадки в природные условия (Андропова и др., 2007). На базе кафедры ботаники и экологии растений Удмуртского университета (ныне ботаники, зоологии и биоэкологии) в настоящее время активно внедряются методы клонального микроразмножения редких растений (Основы..., 2009). Но в отношении орхидей работы не проводятся. Сложность тут в том, что, необходимо нарабатывать базу микоризообразователей в почве, поскольку орхидеи, во всяком случае, северных широт, без сожительства или симбиоза определённых групп грибов не прорастают и не живут далее (см. выше).

Кроме изящества, совершенства, декоративности многие орхидеи обладают лекарственными свойствами. И поэтому введение в культуру некоторых из них, значимых не только в народной, но и официальной медицине, вероятно, существенно ограничило бы их сбор и уничтожение. Это впрочем, имеет отношение и к другим редким и исчезающим видам флоры той или иной местности. У многих орхидей листья и стебель накапливают активные лекарственные вещества и по этой причине местными знахарями истребляются под названием «чёрная трава» – у А.Ф. Гаммермана с коллегами (1984) как трава, дающая половую силу. Вероятно, эти обстоятельства привели к резкому сокращению популяций Башмачка крупноцветкового на Урале. «Летом 1900 года здесь было собрано и отправлено (главным образом в Швейцарию) около 5 тысяч экземпляров ... башмачка крупноцветкового, а также многих других видов» (Бузанов, 1987. С. 10). Эта же участь постигла и башмачка жёлтого (настоящего). Будучи в г. Свердловске В.А. Бузанов наблюдал «как на одном из оживлённых мест города женщина предлагала купить у нее башмачок крапчатый ... Вся ее корзина была заполнена букетами-связками орхидей...» (Бузанов, 1987. С. 11).

В народной медицине листья и стебель в качестве лекарственного сырья используют и многих ятрышников (равно и пальчатокоренников). Чаще применяют листья как нарывное (Гаммерман и др., 1984). Один из авторов данной работы (В.Ш.), будучи на полевой практике по ботанике со студентами в с. Кулига Кезского района Удмуртской республики в 1986 году, останавливал местных знахарей, которые несли из природы целые охапки пальчатокоренников в качестве лекарственного сырья. Увещевания к тому, что после их негативного воздействия популяции видов

исчезнут, не имели, к сожалению, положительных результатов. И, похоже, такие случаи не единичны.

Существует много литературы, где пишется, что Ятрышник (а вместе с ним и Пальчатокоренник) славится своими лекарственными свойствами (Гаммерман и др., 1984; Соколов, Замотаев, 1984; Турова, Сапожникова. 1984; Муравьева, 1991; Елина, 1993; и др.). Использовались молодые (дочерние) корнеклубни растений, в высушенном виде известные под названием «салепа» (Ареалы..., 1983). Последний в качестве лекарственного препарата применяется в практической медицине как обволакивающее средство при расстройствах желудка, колитах, гастритах, кашле и зубной боли, при отравлениях ядами, при болезнях мочевого пузыря. Кроме того известно их применение при лечении карбункулов, и др. (Современная фитотерапия, 1988). На Востоке – в Иране и Турции – из салепа делают слизистый напиток, который пили по утрам с медом (Гаммерман и др., 1984). Слизистые вещества всасываются организмом легко и почти полностью, поэтому его назначают ослабленным больным (Гаммерман и др., 1984; Муравьева, 1991; Елина, 1993). В народной медицине салепу присваивается способность действовать возбуждающе на половые органы (Невский, 1935). К тому же выше мы уже приводили ссылку на источник (Каден, Терентьева, 1975), где пишется, что эти растения являются средствами для возбуждения полового влечения. Тоже указывается в трактате Индо-Тибетской медицины «Вайдурья-Онбо»: «Увеличивает потенцию и силы организма» (Базарон, Асеева, 1984. С. 70).

В европейских странах до сих пор собирают клубни ятрышников, пальчатокоренников и некоторых других орхидей. Восхваление достоинства желе, приготовленного из порошка салепа, имеется в трудах Ламарка. Он считает его легким и питательным блюдом, рекомендуемым больным воспалением легких, дизентерией, при общем истощении. Русская военная фармакопея прошлого века рекомендует салепа, сваренный на молоке, при чахотке, при дизентерии и для младенцев, вскармливаемых без материнского молока. Не случайно салепа сохранил свое значение до настоящего времени и по-прежнему находит применение в медицине [5].

Однако, несмотря на такую лечебную силу салепа, в настоящее время его почти не заготавливают из-за отсутствия сырьевой базы (Муравьева, 1991). Потому что сборы сырья сильно подрывают жизнедеятельность популяций редких видов орхидей, восстановление которых происходит медленно (Елина, 1993), а включение в Красные книги регионов и России предотвращает их сбор и заготовку для лекарственного сырья. Безусловно, это одно из основных мероприятий по сохранению и поддержанию популяций редких, декоративных, изящных орхидей. Кстати, по международному соглашению все ятрышниковые подлежат охране как редкие растения (Ареалы..., 1983).

ГЛАВА 2. КРАТКАЯ ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объект исследования находится в окрестностях пос. Игра Игринского района. Последний располагается в северной половине Удмуртии, чуть выше её центральной части. Сама же территория республики занимает восточную часть Восточно-Европейской равнины, бассейны рек Камы и Вятки и лежит в средних широтах Северного полушария, в умеренном поясе солнечной освещенности и умеренном тепловом поясе. Её территория вытянута с севера на юг протяженностью 297,5 км; с запада на восток – 200 км. На севере и западе Удмуртия граничит с Кировской областью, на востоке – с Пермским краем, на юго-востоке – с Башкортостаном, на юге – с Татарстаном (География..., 1999; Удмуртская республика, 2008).

Рельеф. Территория республики в геологическом отношении расположена на границе Уральского орогенетического щита и восточной части Русской платформы (Природа..., 1972), что, несомненно, отражается и на становлении природных условий и выделении её ландшафтных составляющих – районов. В этой связи территория нашего исследования, а именно памятник природы «Игра-Чемошур», принадлежит Чепецко-Лозинскому южно-таёжному средневозвышенному району (География..., 2009). Последний, куда относится локация исследования, расположен в бассейне р. Лозы и на левобережье верхней Чепцы в пределах Тыловайской возвышенности. Южная граница района проходит по четко выраженному в рельефе уступу Тыловайской возвышенности, на западе он граничит с Кильмезской низменностью, далее на севере, до долины Чепцы, граница проходит по краю песчаного массива. По абсолютным отметкам максимальная высота достигает 321 м (южнее с. Зюзино, Шарканский район). Здесь также сохранились массивы верхнего денудационного плато, а там, где оно с поверхности слагается наиболее прочными породами – известняками, в рельефе наблюдаются куэстоподобные формы. Широко распространены древние эрозионные образования – балки, а на юго-востоке – овраги (География..., 2009).

В пределах изучаемой территории с поверхности обнажаются отложения уржумского яруса средней перми. Среди них наиболее распространены красноцветные породы: глины, алевролиты и песчаники с прослойками мергелей, известняков и конгломератов. На пологих склонах холодных румбов встречаются маломощные покровы делювиально-солифлюкционных отложений средне-верхнечетвертичного возраста (География..., 2009). Район наших исследований относится к ландшафтному подрайону – Салинский южнотаёжный слабовозвышенный на эоловых отложениях плейстоцена (География..., 2009).

Климат и погодные условия. Климат Удмуртии в целом умеренно континентальный с продолжительной холодной и многоснежной зимой, теплым летом и хорошо выраженными переходным сезонами: весной и осенью (География..., 1999). Абсолютная максимальная температура июля на севере +37°, на юге +38°.

Самый холодный месяц – январь. Под влиянием атлантического океана январские изотермы направлены с юго-запада на юго-восток, поэтому самым холодным районом Удмуртии оказывается северо-восточный, самым теплым – юго-западный. Морозы в январе могут достигать $-35^{\circ}\text{--}40^{\circ}$ и ниже, сильные холода связаны с вторжением арктического воздуха (Удмуртская Республика, 2008). В среднем за год и зимой преобладают юго-западные ветры, летом – северо-западные. Осадков, на большей части республики, выпадает в среднем за год 500-600 мм и распределение их по территории неравномерно (Природа..., 1972).

Тем не менее ***Чепецко-Лозинский южнотаежный средневозвышенный район***, где находится наша локация исследования, отличается довольно холодным климатом. Среднегодовая температура воздуха составляет в среднем $+1,5^{\circ}\text{C} \dots +2^{\circ}\text{C}$. Среднеянварские температуры изменяются в пределах от $-14,5^{\circ}\text{C}$ (пгт Игра) до $-14,9^{\circ}\text{C}$ (село Дебесы), соответственно среднеиюльские – от $+17,5^{\circ}\text{C}$ до $+18,1^{\circ}\text{C}$. Сумма активных температур достигает – 1800-1850 $^{\circ}\text{C}$, продолжительность безморозного периода – 115-120 дней. Годовая сумма осадков составляет 550-600 мм (География..., 2009).

Почвы. На территории Удмуртии, согласно работе А. И. Безносова с коллегами (Безносов и др., 2005), основными материнскими почвообразующими породами являются: флювиогляциальные пески и супеси, четвертичные желто-бурые и красно-бурые покровные суглинки и глины, элювий пермских карбонатных пород и современные аллювиальные и делювиальные отложения. Преобладающими являются четвертичные покровные суглинки и глины (60%), которые отличаются бескарбонатностью, кислой реакцией среды (рН 4,3 ... 5,3) и ненасыщенностью основаниями. Карбонатные породы обуславливают нейтральную реакцию среды (рН 6,6 ... 7,0). Основные массивы пермских карбонатных пород встречаются в наиболее возвышенной восточной части Удмуртской Республики. Массивы песчаных и супесчаных отложений приурочены к западным и юго-западным районам республики, наиболее пониженным. На их долю приходится около 20% от площади Удмуртской Республики. К современным почвообразующим породам относят аллювиальные отложения в поймах рек и делювиальные – на днищах балок, оврагов. Характерной особенностью их является слоистость – чередование песчаных, глинистых и илистых слоев.

Природные факторы почвообразования – климат, растительность, рельеф и почвообразующие породы – обуславливают развитие на территории Удмуртии трёх почвообразующих процессов: подзолистого, дернового и болотного (Кузнецов, 1994; Удмуртская Республика, 2008). В Удмуртии преобладают дерново-подзолистые почвы (Природа..., 1972). Серые лесные, дерново-карбонатные, пойменные, болотные, дерново-глеевые распространены меньше (Удмуртская Республика, 2008).

В районе нашего исследования преобладающее развитие получили дерново-средне- и сильноподзолистые почвы средне- и легкосуглинистого механического состава, сформировавшиеся на продуктах выветривания коренных пород (Пермяков,

1972; Кузнецов, 1994; География..., 2009). Преобладающие почвообразующие породы – эоловые супеси и пески, подстилаемые суглинками и глинами. В долине р. Лозы встречаются современные аллювиальные отложения (частая смена песков, супесей, суглинков и глин). По повышенным элементам рельефа, в местах выхода карбонатных толщ, широко распространены дерново-карбонатные почвы. В долине р. Лозы встречаются редко пятна серых лесных оподзоленных почв. Реже встречаются аллювиальные дерновые, дерново-глеевые и аллювиальные болотные почвы (География..., 2009). В биогеохимическом отношении почвы территории района исследования характеризуются низким содержанием бора, низким и средним содержанием меди, кобальта, молибдена и цинка (Кузнецов, 1994).

Растительный покров. Удмуртия расположена в лесной зоне. Согласно некоторым воззрениям (Природа..., 1972) северная часть (более половины территории) относится к подзоне южной тайги, а южная – к подзоне широколиственно-хвойных лесов. Тем не менее, это не подтверждается ботанико-географическими и геоботаническими данными (Шадрин, 1999, 2004, 2005, 2006, 2008б и др.), где отмечается, что лишь 1/3 севера Удмуртии находится под влиянием южной тайги. Однако протяженность её территории с севера на юг и историческая обусловленность развития ботанических ландшафтов внеледниковой зоны, куда в историческом прошлом входила Удмуртия, создают условия для процветания не только бореальных (северных) видов, но и видов степных и лесостепных ценозов, а также видов неморальных, свойственных для широколиственнолесных ценозов (Шадрин, 1995, 2003, 2008б, 2016, 2017 и др.). Располагаясь в Предуралье растительный покров республики находится под влиянием, так называемых трансуральских, или сибирских видов, в т.ч. и уральских эндемов, таких как василек цельнокрайнолистный, короставник татарский, цицербита уральская и др. (Природа..., 1972; Горчаковский, Шурова, 1982; Ильминских, Пузырёв, 1988; Куликов и др., 2013). Встречается довольно много реликтов: папоротники – многорядник Брауна и цистоптерис судетский, из других видов – плаун-баранец, колокольчик широколистный, волчегодник обыкновенный, зеленчук жёлтый, герань Роберта, адонис весенний, остролодочник волосистый, лапчатка прямая и др. (Шадрин, 1995, 1999, 2016, 2017). Впрочем, не только из указанных в этом абзаце источников можно получить представление и о флоре, и растительности Удмуртии, но и в других работах даётся представление о растительности той или иной части республики (Растительность..., 1980; География..., 1999; Шадрин, 2010, 2011, 2019; и др.).

Основной тип растительности Чепецко-Лозинского южнотаежного средневозвышенного района пихтово-еловые леса с примесью мелколиственных пород. В древостое вторичных лесов, наряду с березой и осиной, нередко представлена и липа. На песчаных почвах произрастают сосновые леса. Из редких и исчезающих видов особо нуждаются в охране береза карликовая, зеленчук желтый, осока средняя, жирянка, многорядник Брауна и др. (География..., 2009). На границе подзоны южной тайги и подзоны смешанных темнохвойно-широколиственных лесов

распространены ельники сложные (Растительность..., 1980), в подлеске которых и даже в главном ярусе встречаются широколиственные породы – липа, клён, вяз. Что имеет место быть и в районе исследования, хотя это здесь не приобретает массового характера. Но это обусловило, по нашим наблюдениям и исследованиям, произрастание здесь целого ряда редких видов растений: лилия кудреватая (саранка), хвощ камышовый, жимолость субарктическая, орхидей – башмачки настоящий и пятнистый, любка двулистная, мякотница однолистная, тайник яйцевидный, дремлики болотный и широколистный, пальчатокоренники балтийский, Траунштейнера, Руссова и др.

ГЛАВА 3. МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ПОЛУЧЕННЫЕ МАТЕРИАЛЫ

Исследования проводились в Игринском районе Удмуртской Республики на территории природного памятника «Игра-Чемошур» (в 1 км на северо-запад от поселка Игра, в пределах поселка Нефтеразведчиков) и карьерных выемках у трассы Ижевск-Глазов близ деревни Сундур (два километра на юго-восток от поселка Игра) (см. Прил. 2).

Сбор материала производился с первой декады июня по третью декаду июля включительно, в период массового цветения пальчатокоренников в 2007- 2009 гг., с применением, согласно некоторых источников, общепринятых методов исследований растительного покрова (Шмитхюзен, 1966; Ярошенко, 1969; Воронов, 1973; Федорук, 1976; Вальтер, 1982; и др.). На каждой площадке размером 2х2 кв.м., главным образом открытой луговой площади отмечались: видовой состав, общее проективное покрытие (ОПП), высота особей, проективное покрытие вида (ПП), фенофаза, общий аспект цветения. Также отмечались особенности местообитаний: географическое положение, окружение, экспозиция, геоморфологические, гидрологические, микроклиматические характеристики. Проективное покрытие вида оценивалось глазомерно, по 5-ти бальной совмещенной шкале Браун-Бланке (Миркин и др., 1989, 2001).

Определение и констатация видов проводилось по крупным монографическим источникам, касающихся тех или иных флор и определителей (Самус, 1929; Невский, 1935; Смольянинова, 1976; Rothmaler, 1988; Маевский, 2006; Губанов и др., 2002; Иллюстрированный определитель..., 2007; и др.). Во внимание принимались также не только местные определители, но и Красные книги, в т.ч. тех регионов, которые окружают Удмуртию (Ефимова, 1972; Горчаковский, Шурова, 1982; Красные книги – см. разд. 1.3). Гербарный материал оформлялся в соответствии с требованиями, описанными в источниках (Скворцов, 1977; Hoffmannova, 1984; Положий, 1998; Щербаков, Майоров, 2006; и др.).

Встречающиеся на площадках виды пальчатокоренников и их гибридные формы фиксировались фотокамерой: общий вид, крупным планом цветок и листья (фото см. в Прил. 1).

При исследованиях частично реализовывался популяционный подход в изучении пальчатокоренников. В этой связи в пределах площадок у видов пальчатокоренников отмечалось онтогенетическое (возрастное) состояние особей: ювенильное, имматурное, взрослое виргинильное, генеративное, сенильное (Вахрамеева, 2006) и полиморфизм цветка широко распространенного вида *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó (Пальчатокоренник Фукса). Для этого в трех различающихся по микроклиматическим условиям местах произрастания – луг, переходная зона, возле леса измеряли следующие признаки цветков: длину шпорца (1); длину губы (2); ширину губы (3); длину средней лопасти губы (4); длину боковой лопасти губы (5); ширину средней лопасти губы (6). Эти признаки измерялись следующим образом: из каждой условной

зоны случайным образом выбиралось по 15 особей. У каждой особи, также случайным образом, из середины соцветия брался один цветок, и измерялись выше перечисленные размерные признаки. В основном эта работа проводилась М.В. Дубровской и ею же статистическая обработка полученных материалов.

Для оценки статистически достоверных различий между условными зонами применялся *t*-критерий Стьюдента:

$$t = \frac{d}{m_d} = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}}, \text{ где}$$

\bar{x}_1, \bar{x}_2 - средняя арифметическая изучаемого параметра в 1-й и во 2-й выборках,
 m_1, m_2 - статистическая ошибка изучаемого параметра в 1-й и во 2-й выборках.

$$m = \frac{S_x}{\sqrt{n}} \cdot \sqrt{1 - \frac{n}{N}}, \text{ где}$$

S_x – среднее квадратическое отклонение,

n – объем выборки,

N – генеральная совокупность.

Стандартное значение *t*-критерия (t_{st}) определялось по статистическим справочникам (Лакин, 1990. С. 323). Уровень значимости $\alpha=5\%$, число степеней свободы $k=28$. В таблице 9 (Раздел 4.4.) представлены фактические значения *t*-критерия (t_{ϕ}) и стандартное значение (t_{st}).

Для составления карто-схем произрастания пальчатокоренников использовался метод геоботанического картографирования (Федорук, 1976). Площадная глазомерная съемка осуществлялась при помощи пикетажа. Картируемый участок разбивался на сеть мелких площадок, внутри которых и велось картографирование пальчатокоренников.

Кроме этого при использовании данных о встречаемости и ПП видов использовался метод активности видов (А) по Б.А. Юрцеву (1968). В этом случае показатель активности вида рассчитывался по формуле:

$$A = F \times D, \text{ где}$$

F – встречаемость вида;

D – проективное покрытие, рассчитываемое согласно 5-ти бальной шкалы Браун-Бланке (Миркин и др., 1989, 2001).

В результате исследований была описана 131 пробная геоботаническая площадка. Общий список видов на изучаемой территории насчитывает 129 видов. Собран гербарный материал основных видов пальчатокоренников и их наиболее часто встречающихся гибридов (14 экземпляров): *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó – Пальчатокоренник мясо-красный (1экз); *Dactylorhiza cruenta* (O.F. Muell) Soó – Пальчатокоренник кровавый (1экз); *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó – Пальчатокоренник Фукса (2 экз); *Dactylorhiza maculata* (L.) Soó – Пальчатокоренник пятнистый (1экз); *Dactylorhiza Russowii* (Klinge) Holub – Пальчатокоренник Руссова

(1экз). Гибриды: П. Фукса × П. балтийский (1экз); П. пятнистый × П. Траунштейнера (1экз); П. балтийский × П.Фукса (1экз); П. пятнистый × П.Фукса (2экз.); П. Фукса × П. Руссова (3экз.). Гербарий передан в гербарный фонд Удмуртского государственного университета. Совместно с М.В. Дубровской сделано более 1000 снимков видов пальчатокоренников и их гибридных форм. В данной работе представлены не все, а лишь наиболее явные гибриды видов. Составлены карто-схемы произрастания семи видов пальчатокоренников, встречающихся на исследуемой территории (см. Прил. 3). Произведено 315 измерений размерных признаков цветка *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó – Пальчатокоренник Фукса в трёх различающихся по микроклиматическим условиям местах произрастания – луг, переходная зона, возле леса.

ГЛАВА 4. ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОРХИДЕЙ РОДА ПАЛЬЧАТОКОРЕННИК (*DACTYLORHIZA NEVSKI*) НА ТЕРРИТОРИИ ИССЛЕДОВАНИЯ, СВОЙСТВЕННЫЕ И ДЛЯ УДМУРТИИ

4.1. Видовой состав рода Пальчатокоренник

На исследуемой территории нами выявлены следующие виды пальчатокоренников: *Dactylorhiza baltica* (Пальчатокоренник балтийский), *D. cruenta* (П. кровавый), *D. incarnata* (П. мясо-красный), *D. maculata* (П. пятнистый), *D. russowii* (П. Руссова), *D. traunsteineri* (П. Траунштейнера), *D. fuchsii* (П. Фукса) (фото см. в Прил. 1).

Характерные видовые признаки рассматриваются, как указано в разделе 3, согласно основных монографических флор и определителей, а также дополнительных литературных источников, близких к Удмуртскому региону (Горчаковский, Шурова, 1982; Редкие...Удмуртии, 1988; Красная книга Удм. Респ., 2001, 2012; Маевский, 2006; Иллюстрированный определитель..., 2007; и др.), с учётом наших уточнений и приведены в Разделе 1.4.

Все вышеперечисленные виды пальчатокоренников обладают разной пластичностью, и каждый из них занимает свою экологическую нишу. Однако на территории нашего исследования – природный памятник «Игра-Чемошур», П. балтийский, П. мясо-красный, П. пятнистый, П. Руссова, П. Траунштейнера, П. Фукса произрастают в пределах одного довольно большого экотопа – это пойменно-низинный луг, примыкающий к лесному массиву. Лишь П. кровавый отмечен нами в старых заброшенных карьерных выемка щебенки у обочины трассы Ижевск-Глазов, близ деревни Сундур (два километра на юго-восток от пгт Игра).

Совместное смыкание основной группы видов произошло по причине того, что возникли искусственные границы, отрезающие влажные экотопы: с юга и юго-запада – расширяющийся пгт Игра, заходящий глубоко в пойму р. Лоза, а с востока на северо-запад через пойму была проложена трасса Ижевск-Глазов. Такие условия стали причиной ограничения распространения исследуемых видов пальчатокоренников по другим экотопам, выравнивая их экологические условия, как было уже отмечено выше (Разд. 1.3). Пойменно-низинный луг, примыкающий к лесному массиву с мягкими микроклиматическими условиями, стал для них благоприятной «пристанью».

4.2. Экологические особенности произрастания пальчатокоренников

Типологические особенности произрастания пальчатокоренников. В семействе Орхидных немало видов, легко приспосабливающихся к резким колебаниям условий окружающей их среды, например, *Cypripedium calceolus*, *Epipactis latifolia*, *Gymnadenia conopsea*, *Platanthera bifolia* и др. Есть и диаметрально

противоположные по свойствам орхидеи, отличающиеся строго определенным диапазоном предпочитаемых экологических условий, влияющих на их рост и развитие. Например, некоторый уровень увлажнения, освещенность, температура. Такие виды занимают узкую экологическую нишу. Одним из таких видов является *Dactylorhiza traunsteineri*, встречающийся на территории нашего исследования.

Исследуемые нами виды пальчатокоренников: *П. балтийский*, *П. пятнистый*, *П. Руссова*, *П. Траунштейнера*, *П. Фукса* произрастают в условиях одного субландшафта на территории памятника природы «Игра-Чемошур» (1 км в северо-западном направлении от СОШ №1 пгт. Игра), который можно отнести к отделу индигенных (первичных) экотопов; классу луговых и смешанной группы типов – пойменно-низинный луг, а именно злаково-разнотравно-манжетковый луг (см. Прил. 2). Частично смешанный тип местообитаний располагается в экотонной полосе с ельником сложным-приручьевым неморально-травяным и периодически затопляется. В указанном типе местообитания нами условно выделены три зоны: собственно луговая, переходная и возле леса. Необходимо отметить, что на данной территории, главным образом в луговой зоне, ежегодно ведется заготовка сена и периодически осуществляется выпас мелкого рогатого скота, а также с восточной части вдоль леса и через суходольный луг проходит оживленная пешеходная тропа на пос. Нефтеразведчиков. В этой же части наблюдаются элементы рекреационной нагрузки, а именно: места кострищ и мелкий бытовой мусор. Распределение указанных выше видов в данном месте обитания отмечено на карто-схеме (см. Рис. 7 в Прил. 3).

П. балтийский встречается в основном в переходной зоне, и у самого леса, где суточные перепады температур в большей степени сглажены (см. Рис.1 в Прил. 3). Произрастает он в понижениях рельефа с ярко выраженным избыточным увлажнением. Особи данного вида растут чаще небольшими группами по 2-3, реже по 4-6 экземпляров, формируя, скорее всего микропопуляции (Шадрин, 2008а). *П. балтийский* выдерживает конкуренцию с другими видами пальчатокоренников. С другой стороны он практически не переносит антропогенного влияния, стремясь «уйти» в более естественные условия.

П. пятнистый больше произрастает в условно переходной зоне и встречается реже в двух других на исследуемой территории. В местах избыточного увлажнения образует плотные скопления по 5-6 особей, реже по 2-3 особи (см. Рис. 2 в Прил. 3). *П. пятнистый* как и *П. Фукса* выдерживает умеренное сенокошение, более чувствителен к антропогенной нагрузке, т.е. менее антропотолерантен. Очевидно, хорошо конкурирует с другими пальчатокоренниками и выдерживает агрессию *П. Фукса*. Не зря их даже объединяют в одну группу видов (см. Разд. 1.3).

П. Руссова* и *П. Траунштейнера на исследуемой территории встречаются крайне редко и распространены дизъюнктивно (см. Рис. 3 в Прил. 3), в основном, по одной особи, реже по две. Эти виды приурочены больше к болотным и лесным местообитаниям. Однако на исследуемой территории они встречаются в условиях открытого луга, в местах с избыточным увлажнением и, часто в тени древесной

поросли. П. Руссова и П. Траунштейнера не выдерживают антропогенного прессинга, и практически полностью отсутствуют в той части исследуемой территории, где антропогенный фактор воздействия явно выражен.

Лидирующую позицию занимает **П. Фукса**. Он проявляет явную экологическую толерантность и антропотолерантность. Особи этого вида произрастают даже в сухих местах, выносят дневное летнее палящее солнце и вполне выдерживают антропогенный прессинг. П. Фукса образует плотные микропопуляции состоящие из 8-10 особей, а иногда и более (см. Рис. 4 в Прил. 3). Учитывая выше указанные особенности данного вида, способствующие его хорошему приспособлению, выживанию и распространению на данной территории, можно вполне определённо говорить: – если таковые особенности будут сохраняться и таким образом благоприятствовать его процветанию, то, вероятно, более редкие здесь виды (П. балтийский, П. Руссова, П. Траунштейнера), если не исчезнут, то, во всяком случае, не смогут проявить себя со временем.

П. кровавый и П. мясо-красный тяготеют к антропогенно-нарушенным местообитаниям. Эти виды отмечены нами близ деревни Сундур в 2 км от пгт. Игра в юго-восточном направлении. Они «заходят» в антропогенный ландшафт, в его рудеральные местообитания, а именно в старые карьерные выемки известковой щебенки, расположенные в пределах придорожной зоны трассы Ижевск-Глазов на хорошо прогреваемом склоне юго-западной экспозиции. Особи обоих видов располагаются группами (3-7) или разрознено вокруг имеющихся скоплений воды, где почвы хорошо увлажнены или переувлажнены (см. Рис. 5 в Прил. 3). В данном месте обитания отмечены включения в виде ТБО.

Кроме того, нами выявлено произрастание **П. мясо-красного** на исследуемой территории в пределах памятника природы «Игра-Чемошур», по обе стороны от проселочной дороги строящегося дачного поселка Нефтеразведчиков (1,5 км в северо-западном направлении от пгт. Игра). Это территории периодически затопляемой поймы р. Лоза. По одну сторону дороги, в направлении поймы, на прилегающем к лесу разнотравно-лютиковом пойменно-низинном лугу, в понижении рельефа произрастает группа из 10-15 особей, и по другую сторону дороги, где прослеживается хорошо прогреваемая надпойменная терраса с признаками хозяйственной деятельности (выпас скота), особи собраны в схожие группы. Тип местообитания – разнотравно-лютиковый пойменный луг. П. мясо-красный произрастает в местах с выражено нарушенным микрорельефом, где отчетливо прослеживаются лунки, очевидно, антропогенного характера, в зарослях ивы мерзинолистной, ивы пепельной, ивы корзиночной с избытком влаги (вблизи мест выхода грунтовых вод). Особи располагаются группами (по 5-7), реже разрознено и единично (см. Рис. 6 в Прил. 3).

Геоморфологические, эдафические и микроклиматические особенности произрастания пальчатокоренников. На той территории, где произрастают виды пальчатокоренников балтийский, пятнистый, Руссова, Траунштейнера, Фукса отмечен

более-менее ровный микрорельеф, с понижением в сторону поймы р. Лоза, и волнистый, местами кочковатый нанорельеф. Это способствует поддержанию, практически постоянно, определенного уровня увлажнения, местами избыточного. Почвы согласно М.Ф. Кузнецову (1994), А.И. Безносову с его коллегами (2005), и по нашим наблюдениям – пойменные дерново-глеевые, местами с вкраплениями серых лесных оподзоленных почв, по механическому составу относящихся к суглинкам. Пальчатокоренники произрастают в условиях нормального освещения и высокой прогреваемости. Однако лес в определенное время суток, после 12 часов дня, дает большую тень, смягчая высокие температуры летнего периода; заслоняет от сильных ветров, поддерживая тем самым благоприятный микроклимат на данной территории.

П. кровавый и П. мясо-красный произрастают на хорошо прогреваемом склоне юго-западной экспозиции в понижениях с четко выраженным низинно-возвышенным микрорельефом, где обозначены карьерные выемки. Соответственно, и микроклимат их изменен: больше поступает солнечной радиации, избыток тепла, отсутствие сильного ветра, наличие избытка дождевой и грунтовой влаги. Почвы, судя по срезам карьеров, в целом характерные для данного района – дерново-средне и сильноподзолистые и среднесуглинистые с выходом карбонатных пород на поверхность. Особи обоих видов располагаются вокруг скоплений воды, где почвы хорошо увлажнены или переувлажнены. Не смотря на ярко выраженный антропогенный прессинг в данном месте обитания, оба вида чувствуют себя хорошо.

П. мясо-красный также отмечен в понижении рельефа, по нашим наблюдениям, на переувлажненных торфяно-глинистых почвах и хорошо прогреваемой надпойменной террасе на переувлажненных дерново-глинистых почвах.

Ценотические особенности произрастания пальчатокоренников. По приуроченности к тому или иному типу растительности орхидные можно разделить на лесные (они составляют половину числа видов), луговые и болотные. Однако многие виды не имеют строгой фитоценотической приуроченности: они могут расти как в лесах, так и на лугах и болотах (лугово-лесные, лугово-болотные виды), имея широкий фитоценотический диапазон (Бурдыгина, 1994). Вероятнее всего, изучаемые нами виды пальчатокоренников, в силу создавшихся условий, относятся к таковым.

На исследуемой территории П. балтийский, П. пятнистый, П. Руссова, П. Траунштейнера, П. Фукса, согласно нашим геботаническим описаниям (см. табл. Прил. 4), растут в злаково-разнотравно-монжетоковом сообществе, частично располагающемся в экотонной полосе с ельником сложным-приручьевым неморально-травяным. Под пологом леса встречаются хвощ лесной, скерда болотная, вороний глаз, гравилат речной, брусника, черника, кислица, мох мниум и др. В травостое преобладают овсяница луговая, полевица тонкая, мятлик луговой, клеверы луговой и ползучий, одуванчик лекарственный, тысячелистник обыкновенный, лютик едкий, лапчатка гусиная, черноголовка обыкновенная, вероника дубравная, и в широком понимании манжетка обыкновенная. Отмечено наступление подроста осины и ольхи серой, в меньшей степени ели. Общее проективное покрытие трав составляет 90,2%,

что говорит о высокой межвидовой конкуренции за абиотические ресурсы в данном сообществе, прежде всего, свет и влагу, что крайне усложняет и даже затрудняет семенное возобновление пальчатокоренников.

В местах произрастания П. кровавого и П. мясо-красного (в старых заброшенных карьерных выемках у дороги), устойчивого фитоценоза не выявлено. Здесь в окружении пальчатокоренников встречаются такие виды как мать-и-мачеха, латук дикий (компасный), пижма обыкновенная, пулавка светло-желтая, полынь обыкновенная, овсяница красная, люцерна хмелевая и др. Кое-где отмечено произрастание П. мясо-красного в молодой поросли ивы пепельной, ивы мирзинолистной, или чернеющей. Общее проективное покрытие составляет всего 23%, освещенность – довольно высокая. При отсутствии конкуренции других трав создаются благоприятные условия для семенного возобновления, роста и развития пальчатокоренников. Поэтому в данном месте обитания оба вида чувствуют себя хорошо и можно утверждать, что проходят все стадии онтогенеза.

В другом месте на территории памятника природы по обе стороны дороги, (см. выше) П. мясо-красный произрастает в разнотравно-лютиковом сообществе с преобладанием лютика едкого, манжетки обыкновенной, тысячелистника обыкновенного, лапчатки гусиной, овсяницы луговой, полевицы тонкой и др. А также в сообществе болотно-луговой растительности, где преобладают камыш обыкновенный, осока острая, хвощ болотный, подмаренник приручейный, осока пузырчатая, незабудка болотная. Общее проективное покрытие составляет 64%. В данном месте обитания отмечается хорошая освещенность и избыток влаги. Семенное возобновление, вероятно, также затруднено из-за конкуренции длиннокорневищных трав: костреца безостый, пырей ползучий, мятлик луговой, овсяница красная, вейник наземный, осока острая, осока пузырчатая и другие.

Участие пальчатокоренников в сообществах. Наиболее полное определение фитоценоза дал В.Н. Сукачев (1908 – цит. по Почвоведение..., 1991): «Фитоценоз, или растительное сообщество, – совокупность растений, произрастающих совместно на однородной территории, характеризующаяся определенным составом, строением, сложением и взаимоотношениями как друг с другом, так и с условиями среды. Характер этих взаимоотношений определяется, с одной стороны, жизненными, иначе экологическими свойствами растений, с другой стороны, – свойствами местообитаний, то есть характером климата, почвы, и влиянием человека и животных».

Рассматривая любой фитоценоз необходимо понимать, что он представляет собой не случайный набор растений, а конкретное их сочетание, исторически сложившееся сообщество (Почвоведение..., 1991). Поэтому изучение ценотических особенностей произрастания отдельных видов, а именно исследуемых нами видов пальчатокоренников, не представляется возможным без учета их участия в сообществах и выявления сопутствующих для них видов.

Согласно геоботаническим описаниям для каждого вида пальчатокоренников нами выявлены и выделены виды-спутники на исследуемой территории (см. табл. Прил. 5). Эти виды, в целом, для всех пальчатокоренников мы условно разделили на 3 группы:

- характерные – с максимальной частотой встречаемости (16 и более раз);
- промежуточные – со средней частотой встречаемости (от 6 до 15 раз);
- не характерные виды – с минимальной частотой встречаемости (от 1 до 5 раз).

Необходимо отметить, что частота встречаемости П. кровавого, П. Руссова и П. Траунштейнера на площадках низкая, поэтому виды-спутники этих видов в условно разделенных группах имеют несколько другой диапазон встречаемости:

- характерные – с максимальной частотой встречаемости (6 и более раз);
- промежуточные виды – со средней частотой встречаемости (от 3 до 5 раз);
- не характерные виды – с минимальной частотой встречаемости (от 1 до 2 раз).

Мы ясно отдаем себе отчет в том, что данная градация, возможно, будет субъективной, поскольку экологические условия тех или иных видов существенно различаются, но, тем не менее, мы попытались выделить эти виды для пальчатокоренников. К тому же нам не известны работы по выявлению видов-спутников, своего рода облигатных, во всяком случае, для пальчатокоренников. Полученные нами результаты исследований отражены в таблице Приложения 5.

Ниже на рис. 1 и рис. 2 представлены соотношения групп видов-спутников для каждого вида пальчатокоренника, исходя из приведенных выше классификаций.

Для удобства восприятия, данные по видам-спутникам, отражены в сводной таблице 2 (см. ниже).

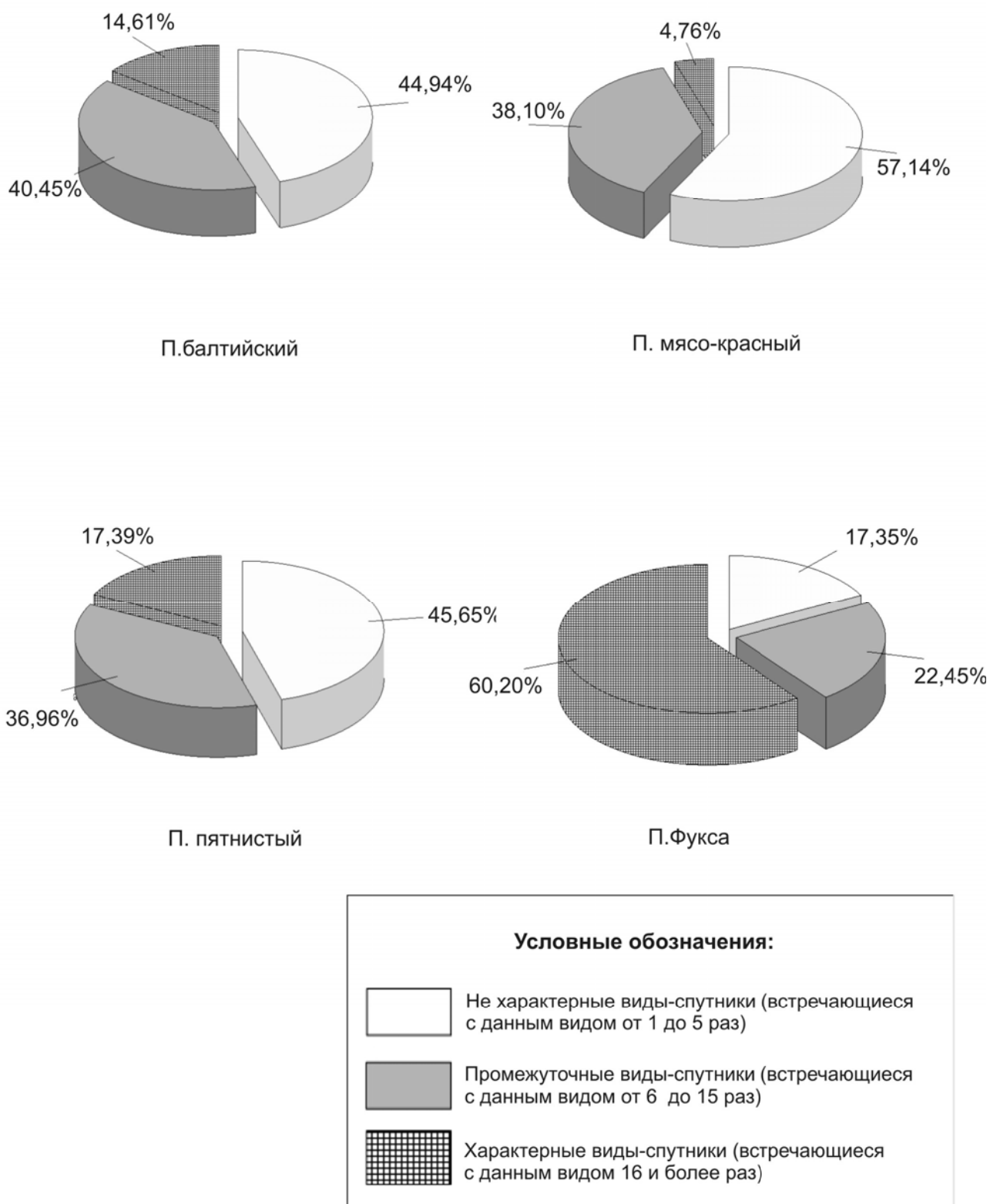


Рис. 1. Соотношение групп видов-спутников для пальчатокоренников

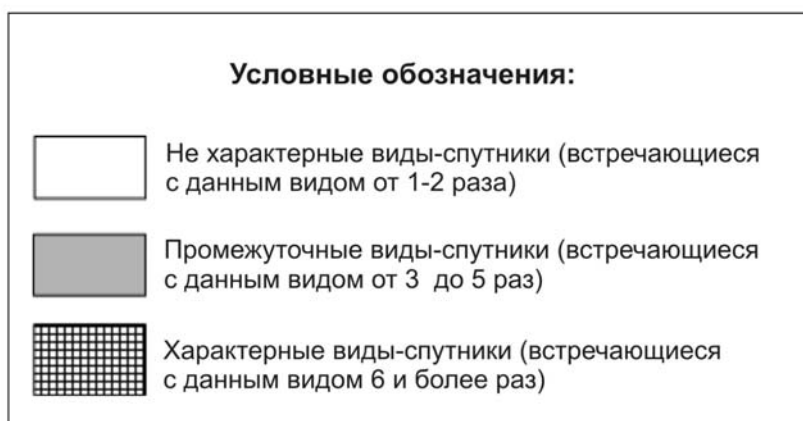
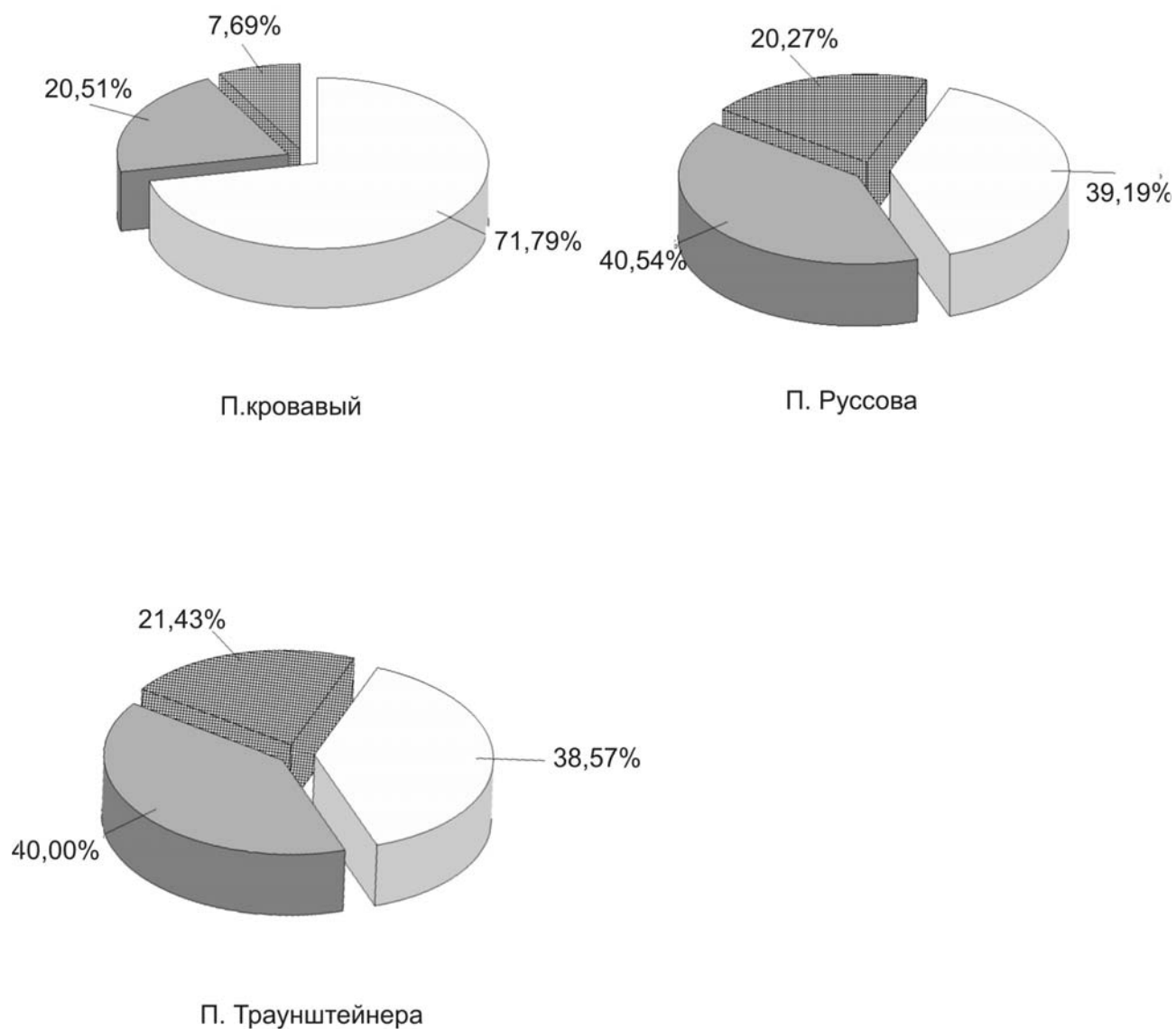


Рис. 2. Соотношение групп видов-спутников для пальчатокоренников

Таблица 2

Типичные представители групп видов-спутников

Названия	Общее число встречающихся	Характерные виды-спутники			Промежуточные виды-спутники			Не характерные виды-спутники		
		кол-во	%	виды-спутники	кол-во	%	виды-спутники	кол-во	%	виды-спутники
П. баггийский	89	13	14,61	чина луговая, овсяница луговая, полевица тонкая, лабазник вязолистный, лапчатка гусиная, черноголовка обыкновенная и др.	36	40,45	клевер ползучий, овсяница красная, осока сероватая, ожика бледноватая, хвощ болотный и др.	40	44,94	лютик ползучий, гравилат речной, мятлик обыкновенный, зверобой пятнистый, купырь лесной, ситник сплюснутый и др.
П. мясо-красный	84	4	4,76	клевер ползучий, нивяник обыкновенный, одуванчик лекарственный, мать-и-мачеха обыкновенная и др.	32	38,1	щучка дернистая, овсяница луговая, лютик едкий, вероника дубравная, лапчатка гусиная, полынь обыкновенная и др.	48	57,14	душистый колосок обыкновенный, вейник наземный, купырь лесной, вероника широколистная, ястребиночка онежская и др.
П. пятнистый	92	16	17,39	чина луговая, полевица тонкая, душистый колосок обыкновенный, лютик едкий, лапчатка гусиная, тысячелистник обыкновенный, черноголовка обыкновенная и др.	34	36,96	клевер луговой, осока бледноватая, мятлик обыкновенный, подмаренник приручейный, лабазник вязолистный, фиалка сверху-голая и др.	42	45,65	лисохвост луговой, лютик ползучий, вероника длиннолистная, осока удлиненная, кошачья лапка двудомная и др.
П. Фукса	98	59	60,2	черноголовка обыкновенная, полевица тонкая, овсяница луговая, осока сероватая, подорожник ланцетолистный, лапчатка гусиная, тысячелистник обыкновенный и др.	22	22,45	звездчатка длиннолистная, будра плющевидная, купырь лесной, лютик ползучий, василек шероховатый и др.	17	17,35	люцерная хмелевидная, истод хохлатый, подмаренник цепкий, вербейник монетчатый, короставник полевой и др.
П. кровавый	39	3	7,69	латук дикий, нивяник обыкновенный, мать-и-мачеха обыкновенная	8	20,51	клевер ползучий, подмаренник мягкий, ситник сплюснутый, тысячелистник обыкновенный, полынь обыкновенная, одуванчик лекарственный и др.	28	71,79	люцерная хмелевидная, истод хохлатый, овсяница луговая, пупавка светло-желтая, пижма обыкновенная и др.
П. Руссова	74	15	20,27	чина луговая, душистый колосок обыкновенный, овсяница луговая, подорожник ланцетолистный, лапчатка гусиная и др.	30	40,54	полевица побегообразующая, овсяница красная, лютик едкий, осока сероватая, ситник нитевидный и др.	29	39,19	златошитник каштановый, купырь лесной, вероника дубравная, осока бледноватая, ситник сплюснутый и др.
П. Траунштейнера	70	15	21,43	чина луговая, клевер луговой, овсяница луговая, полевица тонкая, лапчатка гусиная, и др.	28	40	черноголовка обыкновенная, полевица побегообразующая, подмаренник приручейный, осока сероватая, ситник нитевидный и др.	27	38,57	златошитник каштановый, клевер ползучий, незабудка болотная, будра плющевидная, ежа сборная и др.

Из рис. 1, рис. 2 и таблицы 2 видно, что соотношение групп видов-спутников для того или иного вида пальчатокоренников различно. Это очевидно, так как, во-первых, различно количество видов-спутников, встречающихся с каждым видом пальчатокоренника. А во-вторых, пальчатокоренники произрастают в разных сообществах. Например, П. кровавый и П. мясо-красный произрастают в антропогенно-нарушенном месте обитания, где общее проективное покрытие травостоя составляет всего 23 %. При этом П. кровавый встречается только в данном местообитании и нигде больше нами не был зафиксирован. Напротив, соотношение групп видов-спутников примерно схоже у П. балтийского, П. пятнистого, П. Руссова и П. Траунштейнера: доля характерных видов-спутников колеблется от 14,61% у П. балтийского до 21,43% у П. Траунштейнера. Соотношение промежуточных видов-спутников у названных видов колеблется в пределах 40% и доля не характерных видов-спутников варьирует от 38,57% у П. Траунштейнера и до 45,65% у П. пятнистого. Это сходство связано с тем, что указанные виды пальчатокоренников произрастают в одном злаково-разнотравно-манжетковом сообществе с высоким общим проективным покрытием травостоя 90,2%. Эти виды пальчатокоренников объединяет и то, что они относительно редко встречаются на исследуемой территории, по сравнению, например с П. Фукса.

Резко отличается от всех остальных видов пальчатокоренников процент характерных видов-спутников у П. Фукса (60,20%). Скорее всего, это связано с его частой встречаемостью в рассматриваемом сообществе и с его пластичной или широкой толерантностью по отношению к недостатку влаги и освещения.

Интересная ситуация сложилась с П. мясо-красным, на долю характерных видов-спутников которого приходится всего 4,76%, а на долю не характерных видов-спутников – 57,14%. Возможно это объясняется тем, что данный вид произрастает в трёх местообитаниях. Особи собраны в небольшие группы, которые располагаются в основном разрозненно. В отличие, например, от П. Фукса, встречающегося в одном экотопе, и образующего группы из 8-15 особей. На долю не характерных видов-спутников для него (П. Фукса) приходится всего 17,35%.

Провести четкие границы между характерными, промежуточными и не характерными видами-спутниками очень сложно. Все зависит от того, какой диапазон встречаемости выбран для каждой группы. Заметим, что характерные виды-спутники для П. балтийского, П. пятнистого, П. Руссова, П. Траунштейнера и П. Фукса в большей части совпадают. К таким спутникам относятся: чина луговая, клевер луговой, овсяница луговая, полевица тонкая, душистый колосок обыкновенный, подорожник ланцетолистный, лапчатка гусиная, черноголовка обыкновенная, тысячелистник обыкновенный. Наиболее характерные виды для П. кровавого: латук дикий (компасный), нивяник обыкновенный, мать-и-мачеха обыкновенная. Для П. мясо-красного отмечены следующие характерные виды-спутники: клевер ползучий, одуванчик лекарственный, нивяник обыкновенный, мать-и-мачеха обыкновенная.

По характерным видам-спутникам мы в последствии сможем сказать, что в данном экотопе, возможно ожидать, рано или поздно, тот или иной вид пальчатокоренника, если они долго не проявляли и не проявляют себя по каким-либо причинам в известных местообитаниях. Хотя о закономерностях рано говорить. Лишь многолетние наблюдения с привлечением исследований других сообществ и экотопов дают возможность уточнить и решить этот вопрос.

Активность вида. Анализируя видовой состав растительного покрова на исследуемой территории, мы использовали и другой подход в оценке вида – степень активности. Понятие «активность вида» было предложено Б.А. Юрцевым (1968), как способ выражения меры преуспевания вида в данном ландшафте, его «веса» в формировании растительного покрова.

Активность вида определяется разнообразием заселенных им экотопов, т.е. действительной, а не потенциальной амплитудой вида, степенью постоянства присутствия его на данных экотопах, общим уровнем численности, которой вид достигает на характерных для него экотопах (Юрцев, 1968). Значения активности для всех видов (А,%) отражены в сводной геоботанической таблице (Приложение 4). Выделение классов активности, по Б.А. Юрцеву, проведено на основании кривой распределения соотношений между числом видов и значениями их активности (см. ниже Рис. 3). Согласно наличию деформаций на кривой, виды довольно достоверно разделяются на классы встречаемости. (Границы между классами выбраны при тех значениях активности, на которые приходится меньшее число видов). Б.А. Юрцев выделил 4 класса активности:

- неактивные виды, со значением активности 0 – 8,1 %
- малоактивные виды, 8,2 – 19,0%
- среднеактивные виды, 19,1 – 30,0 %
- высокоактивные, 30,1– 40,8 %

Полученные нами значения активности видов и пальчатокоренников и видов, составляющих их сообщества, сопоставлены с пороговыми значениями классов выше предложенных и полученных Б.А. Юрцевым.

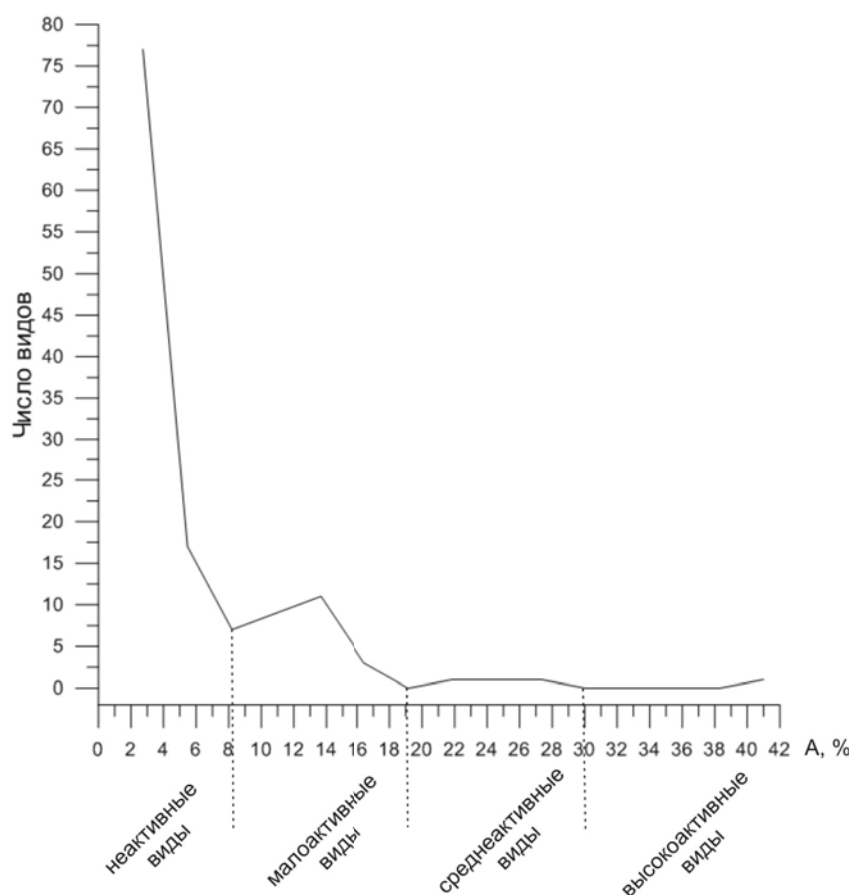


Рис. 3. Кривая распределения видов по классам активности

Согласно кривой распределения видов по классам активности, можно проследить, что в основном преобладают неактивные и малоактивные виды. Среди неактивных видов встречаются следующие: лисохвост луговой, вейник наземный, камыш лесной, златошитник каштановый, сныть обыкновенная, хвощ лесной, ястребиночка онежская, лютик ползучий и др. К малоактивным видам относятся: лабазник вязолистный, подмаренник приручейный, зверобой продырявленный, ситник нитевидный и др. Это виды с узкой экологической амплитудой. Они произрастают в местообитаниях с однородными экологическими условиями: гидрологическими, эдафическими, микроклиматическими и пр.

П. балтийский, П. кровавый, П. мясо-красный, П. пятнистый, П. Руссова, П. Траунштейнера относятся к неактивным видам, в пределах 1,53-4,73%. Эти виды пальчатокоренников проявляют специфичность по отношению к условиям местообитания, а именно наличию достаточного количества освещения, влаги; наличию почвенной микобиоты; не выдерживают, в нашем случае, антропогенного прессинга и пр. Также они относятся к видам с узкой экологической амплитудой. Выше указанные факторы ограничивают их распространение.

П. Фукса относится к среднеактивным видам. Значение его активности составляет 19,85 % и говорит о том, что и он не всегда может выдерживать изменения природных условий, чаще всего антропогенного характера, потому и относится к

среднеактивным. Хотя отмечено, что он проявляет экологическую толерантность по отношению к недостатку влаги и освещения. Из других трав к среднеактивным видам также относятся овсяница луговая, полевица тонкая, лапчатка гусиная.

Активность вида в пределах данного ландшафта тем выше, чем больше разнообразие заселенных им экотопов, чем равномернее вид распределен по территории, и чем выше общий уровень численности вида на занимаемых им местообитаниях. Самое высокое значение активности на исследуемой территории выявлено у одного вида – манжетка обыкновенная, и составляет 40,76%. Согласно кривой распределения видов по классам активности, манжетка обыкновенная относится к высокоактивным видам, т.к. встречается на исследуемой территории повсеместно, легко приспосабливаясь к разнообразным экологическим условиям обитания.

Возрастная структура. Определение календарного возраста орхидных, особенно у формирующих туберидии видов, практически невозможно, поэтому используют понятие онтогенетическое (возрастное) состояние, характеризующееся определенным набором морфологических, физиологических и биохимических признаков, связанных с этапом онтогенеза, которые выражаются в изменении размера и числа органов, интенсивности цветения, микоризообразовании и т.д. Обычно у наземных орхидных, к которым относится и род Пальчатокоренник, выделяют следующие онтогенетические состояния: протокорм (проросток), ювенильное, имматурное, взрослое виргинильное, генеративное и сенильное (Вахрамеева, 2006).

Возрастное состояние исследуемых видов пальчатокоренников фиксировалось нами в период их массового цветения и поэтому включает лишь два возрастных состояния: взрослое виргинильное и генеративное. К сожалению, год 2008 был, весьма неудачным для проявления орхидей рода пальчатокоренник и нам не удалось полностью проследить их возрастную структуру, поскольку по вегетативным органам трудно на месте (в природе) разобраться в детерминации того или иного вида даже специалисту.

В этой связи мы не будем раскрывать какие-то закономерности в данном вопросе, но для интереса предоставим материалы, полученные по одному 2009 году, когда орхидеи себя более-менее проявили. Результаты исследований отражены ниже в табл. 3 и на рис. 4.

Численное соотношение возрастных состояний пальчатокоренников

№	Название вида	возрастное состояние				
		j	im	v	g	s
1	Пальчатокоренник балтийский			8	42	
2	Пальчатокоренник кровавый			5	15	
3	Пальчатокоренник мясо-красный			88	201	
4	Пальчатокоренник пятнистый			10	59	
5	Пальчатокоренник Руссова			2	11	
6	Пальчатокоренник Траунштейнера			3	11	
7	Пальчатокоренник Фукса			82	1056	

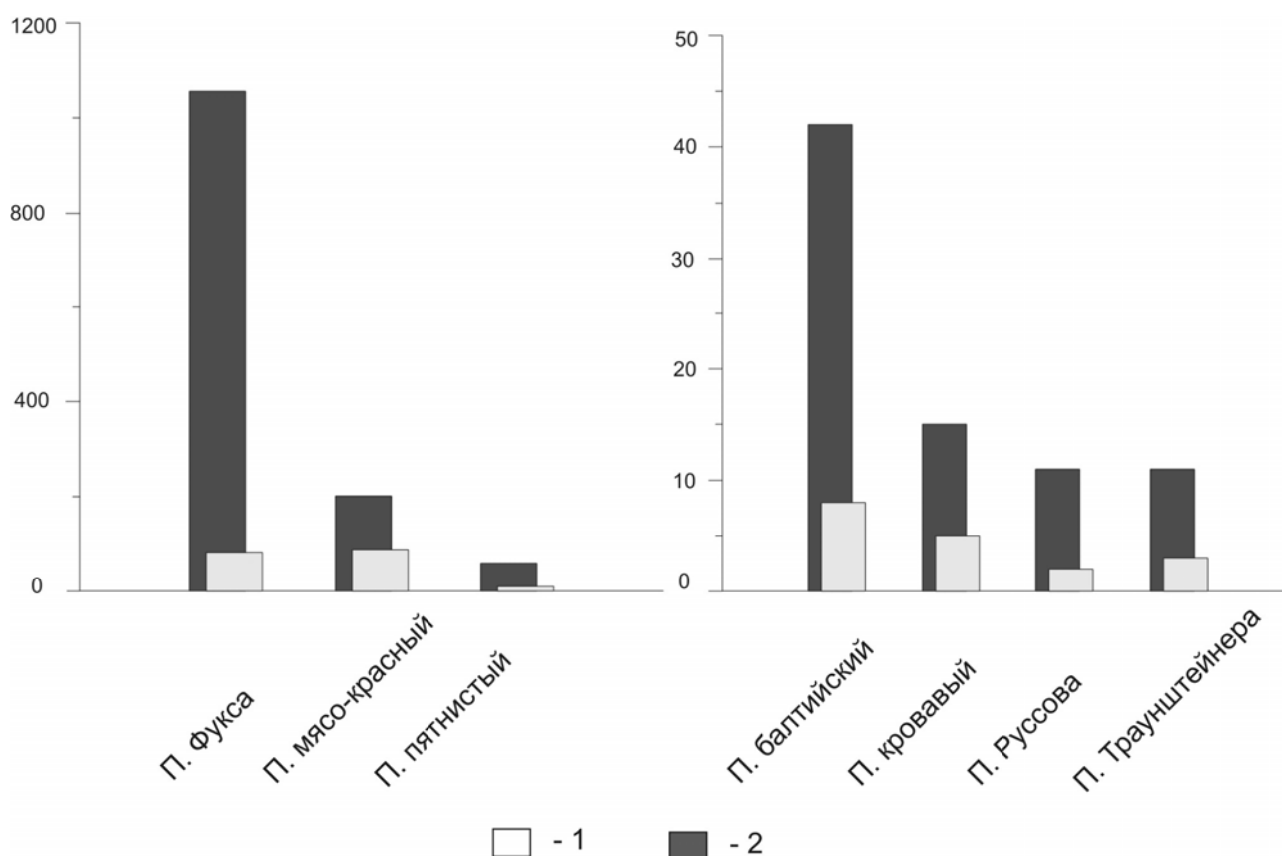


Рис. 4. Возрастное состояние пальчатокоренников, в период массового цветения 2009 года. (1 - взрослые виргинильные, 2 - генеративные.)

Из гистограмм видно, что у всех видов пальчатокоренников на исследуемой территории число особей с генеративным состоянием превышает число особей с вегетативным состоянием (данные указаны на временном отрезке, соответствующему

периоду массового цветения). Очевидно, этому способствуют создавшиеся благоприятные условия мест их обитания, а именно избыточное увлажнение и высокий уровень освещенности. Как следствие, можно было спрогнозировать, высокое плодоношение пальчатокоренников на изучаемой территории к окончанию летнего периода 2009 г.

4.3. Гибридные формы между пальчатокоренниками

Нами в разделе 1.4. уже отмечалось, что у представителей данного рода наблюдается «лёгкость межвидовой гибридизации» (Мамаев и др., 2004), «легко и часто порождают бастардов» (Freidinger, 1982). К тому же само семейство орхидных (*Orchidaceae*), как пишет М.Г. Вахрамеева (Вахрамеева и др., 1991), появилось одним из последних в растительном мире, во всяком случае, среди однодольных. Поэтому относительная молодость и продолжающиеся процессы видообразования создают условия для возникновения гибридов, как между видами, так и между родами семейства. Особенно энергично – отмечает М.Г. Вахрамеева (Там же. С. 57) – гибридизируют между собой виды рода пальчатокоренник. Ею же приводится схема возможных гибридов между отдельными родами орхидей, составленная чешскими учёными Ф. Прохазка и В. Величко в своей работе 1983 года. Из предлагаемой ими схемы следует, что род Пальчатокоренник может гибридизировать с 6 родами: ятрышником, кокушником, анакамптисом, псевдорхисом, пололепестником. Собственно об этом писал ещё E.G. Camus (1929). На странице 282 своей монографии он приводит следующие межвидовые гибриды (берём во внимание и наши виды): *O. baltica* × *incarnata*, × *maculata*, × *cruenta*, × *Russowii*; *O. Russowii* × *maculata*, × *incarnata*, × *baltica*, × *cruenta*; *O. maculata* × *cruenta*, × *palustris*, × *Traunsteinerii* (с. 227) и др.; *O. cruenta* × *incarnata*, × *baltica*, × *Russowii*; *O. incarnata* × *baltica*, × *Russowii*, × *maculata* (с. 229) и др. На странице 277 гибриду *O. incarnata* × *maculata* даёт название *O. ambigua* G. Cam., там же отмечает гибрид *Traunsteinerii* × *maculata*, а гибрид *O. angustifolia* × *maculata* называет *O. jenensis* G. Cam. A. Cam (с. 276). Указывает наличие тройных гибридов: *O. incarnata* × *maculata* × *latifolia* (с. 228-229) и (*latifolia* × *incarnata*) × *maculata* и др. На страницах 346-410 приводит межродовые гибриды: *Coeloglossum viride* × *O. incarnata*, *Coeloglossum viride* × *O. maculata* (и наоборот), *Coeloglossum viride* × (*O. incarnata* × *maculata*) и наоборот, *Gymnadenia conopsea* (очевидно *conopsea*) × *O. maculata*, *Gymnadenia conopsea* × *O. Traunsteineri*, *Gymnadenia conopsea* × *O. incarnata*, *Orchis maculata* × *Platantera bifolia* и др. Из приводимых им (Camus, 1929) межродовых гибридов нами (одним из авторов данной работы – В.Ш. и Н.Г. Ильминским) на территории Удмуртии был обнаружен лишь *Gymnadenia conopsea* × *O. maculata* в июле 1980 года в единственном экземпляре на переходном болоте восточных окрестностей дер. Варавай Якшур-Бодьинского района. Более межродовые гибриды мы не встречали.

Межвидовые гибриды пальчатокоренников приводятся и в других работах. В иллюстрированном пособии М. Jagiello (1986/87) находим *Dactylorhiza fuchsii* × *D. incarnata* = *D. Kerneriorum* (Soó) Soó; *D. fuchsia* × *D. majalis* = *D. braunii* (Halacsy) Borsos et Soó; *D. maculata* × *D. majalis* и *D. fuchsia* × *Gymnadenia conopsea* = *Dactylodenia gracilis* (A. Camus) Peitz объединены под названием *D. × vermeuleniana* Soó. Н.Н. Цвелёв (2000. С. 202) также упоминает межвидовые и межродовые гибриды, которые могут встречаться в Северо-Западной России: *D. incarnata* × *D. maculata* = *D. × ambigua* (A. Kerner) Sunderm., *D. incarnata* × *D. baltica* = *D. ishorica* Aver., *D. incarnata* × *D. curvifolia* = *D. lehmanii* (Klinge) Soó, *D. fuchsii* × *D. curvifolia* = *D. megapolitana* (Bisse) Soó, *D. fuchsii* × *D. maculata* = *D. transiens* (Druce) Soó, *D. fuchsii* × *D. hebridensis*?, *D. maculata* × *Gymnadenia conopsea* = *Dactylogymnadenia legrandiana* (E.G. Camus) Soó, *D. incarnata* × *G. conopsea* = *D. vellmannii* (M. Schulze) Soó. М.Г. Вахрамеева с коллегами (2014), ссылаясь на работы других авторов, приводит межродовые гибриды *D. fuchsii* и *D. maculata* с *Gymnadenia conopsea*, *D. maculata* с *Platanthera bifolia*, межвидовые гибриды *D. majalis* с *D. cruenta* и *D. traunsteineri*, даже найден тройной гибрид *D. maculata* × *D. majalis* × *D. fuchsii*.

Сквозь призму выше отмеченного мы можем привести примеры гибридов и наших пальчатокоренников. Но прежде ещё раз отметим, что исследуемые нами виды обладают достаточной пластичностью, и каждый из них занимает свою экологическую нишу. Тем не менее, на территории исследования практически все виды произрастают в пределах одного экотопа – пойменно-низинный луг, кроме П. кровавого и П. мясо-красного, тяготеющих к антропогенно-нарушенным местообитаниям. Причиной ограничения их распространения послужили возникшие искусственные границы: с юга и юго-запада – расширяющийся поселок Игра, заходящий глубоко в пойму р. Лоза, а с востока на северо-запад через пойму была проложена магистральная автотрасса Ижевск-Глазов. В итоге, на исследуемой территории сформировались благоприятные условия для возникновения гибридов между видами, оказавшимися в одном экотопе.

Лидирующую позицию по количеству образующих гибридов, и даже некоторую агрессивность своей массовостью по отношению к другим видам пальчатокоренников на исследуемой территории занимает пальчатокоренник Фукса. Этот вид образует гибриды со всеми изученными нами видами, кроме П. кровавого. Пальчатокоренник Руссова и П. Траунштейнера гибридизируют не только между собой, но и с другими видами пальчатокоренников – балтийским, пятнистым, и Фукса. Пальчатокоренник балтийский образует двойные гибриды с П. Фукса, П. Руссова и П. Траунштейнера. Пальчатокоренник пятнистый активно гибридизирует с П. Фукса и в меньшей степени с П. Руссова и П. Траунштейнера. Наименьшее количество межвидовых гибридов зафиксировано у П. мясо-красного и П. кровавого. Пальчатокоренник кровавый образует гибриды только с П. мясо-красным, а последний в свою очередь гибридизирует лишь с П. Фукса и П. кровавым. Это объясняется тем, что в данном случае экологические ниши этих видов с другими видами исследованных

пальчатокоренников не перекрываются и не совпадают. В Европе, например Польше, П. кровавый (*D. incarnata*) образует основные гибриды с майским (*D. majalis*) и Фукса (*D. fuchsii*) (Jagiello, 1986. S. 367). Нами выявлены и тройные гибриды. Данные по количеству выявленных двойных и тройных гибридных таксонов за 2008-2009 гг. приведены ниже – табл. 4 и табл. 5.

Таблица 4

Двойные гибриды между видами пальчатокоренников

Название таксона	П. Фукса		П. пятнист.		П. балт.		П. Траунш.		П. Руссова		П. мясо-красн.		П. кровав.	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
П. Фукса			46	107	35	132	51	340	46	103				
П. пятнистый	10	48					5	28	1	3				
П. балтийский	16	10					1	8	1					
П.Траунштейнера	3	24	8	26		8			4	8				
П. Руссова	16	3	1	1	4		4							
П. мясо-красный	3												3	
П. кровавый											3			

Таблица 5

Тройные гибриды между видами пальчатокоренников

Название таксона	П. Фукса		П. пятнист.		П. балт.		П. Траунш.		П. Руссова		П. мясо-красн.		П. кровав.	
	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009	2008	2009
П. Фукса × балт.				1			3	4	2					
П. Фукса × пятн.					2	1	5	8	3					
П. Фукса × Русс.			4		6		14	5						
П.Фукса × Траун.			7	1	1	1			6	3				
П. пятн. × Русс.							1							
П. пятн. × Фукса							4		1					
П. балт. × Русс.	3													
П. балт. × Фукса							2							
П. Траун. × пятн.	2								1					
П. Траун. × Фукса				1					2					
П. Русс. × Траун.	1													
П. Русс. × Фукса			3		5		3							

По аналогии с предложенной схемой Ф. Прохазка и В. Величко, а ещё ранее подобное продемонстрировал R.H. Roberts (1975 – цит. по Bateman and Denholm, 1983) на примере пальчатокоренников известных в Британии, и на основе полученных нами данных по гибридным таксонам, мы (В. Шадрин и М. Коровкина) составили свою схему возможных гибридов между видами изученных

пальчатокоренников (рис. 5). Собственно польский исследователь М. Jagiello (1986. S. 367) уже отразил в своей работе некоторую схему гибридов между пальчатокоренниками, известными для Польши: *Dactylorhiza majalis*, *maculata*, *fuchsii*, *incarnata*, *russowii*, *traunsteineri*, *sambuciana*.

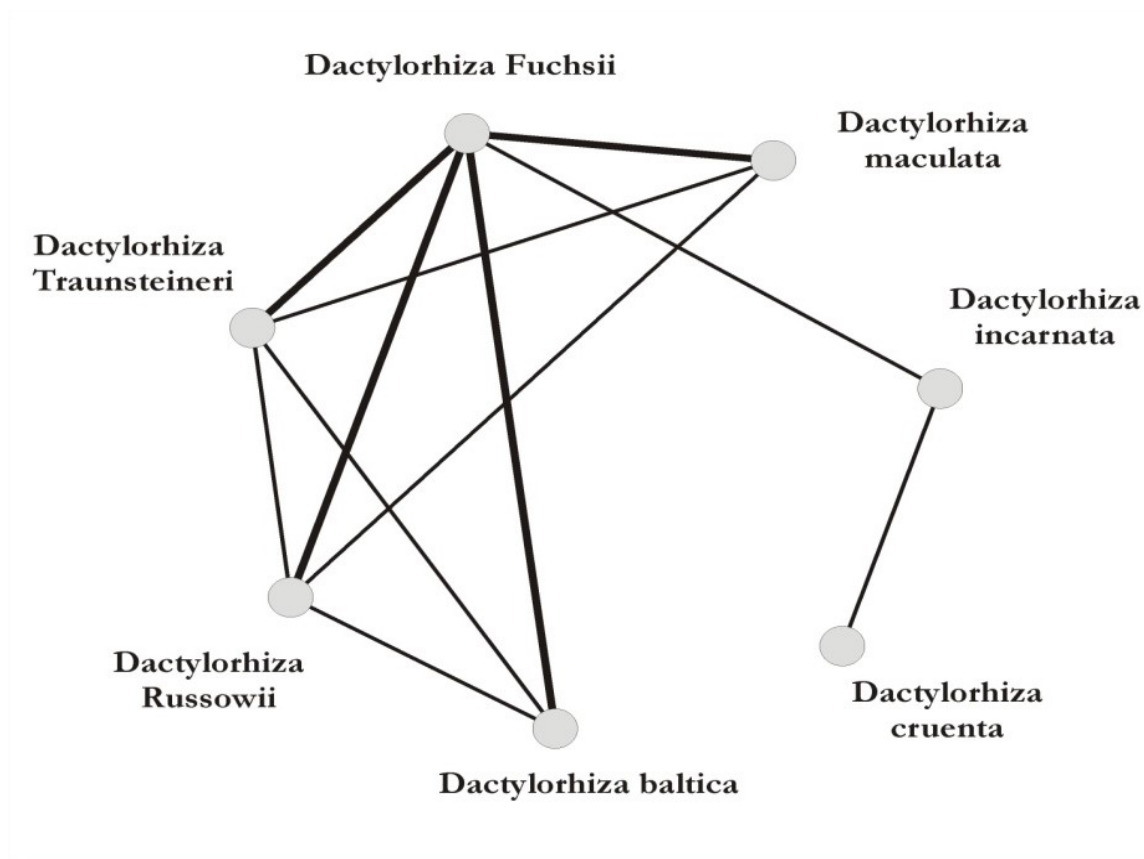


Рис. 5. Схема возможных гибридов между видами пальчатокоренников

Толщина линий на схеме отражает интенсивность образования гибридных таксонов между видами пальчатокоренников. Исходя из предложенной нами схемы видно, что наиболее интенсивно гибридизирует с другими видами П. Фукса, что свидетельствует о большом запасе его генетического разнообразия и высокой способности к образованию гибридов с другими видами рода. Затем следуют П. пятнистый, П. Руссова, П. балтийский. Наименьшее количество межвидовых гибридов зафиксировано у П. мясо-красного и П. кровавого.

В связи с изложенным приведем некоторые примеры гибридных форм пальчатокоренников, выявленные и подтвержденные фотографиями при изучении памятника природы «Игра-Чемошур» (до новой автотрассы на Глазов), окрестностей деревни Сундур в 2007-2009 гг (см. фото Прил. 1). На первом месте указан преобладающий таксон, в скобках возможное образование сложного гибрида при участии трех видов, родовой эпитет для удобства далее не приводится: Пальчатокоренник балтийский × Руссова, балтийский × Фукса, пятнистый × Руссова (Траунштейнера), пятнистый × Траунштейнера, пятнистый × Траунштейнера

(Руссова), пятнистый × Фукса, Руссова × балтийский (Траунштейнера), Руссова × Траунштейнера, Руссова × Фукса, Руссова × балтийский (Фукса), Руссова × Фукса (балтийский), Руссова × Фукса (пятнистый), Траунштейнера × пятнистый, Фукса × балтийский, Фукса × пятнистый, Фукса × Траунштейнера, Фукса × пятнистый (балтийский), Фукса × пятнистый (Руссова), Фукса × Руссова (Траунштейнера) и др (Табл. 4 и 5). Некоторые из них образуют своего рода микропопуляции с небольшим числом (2-4) особей, переходящих одна в другую. Можно было бы наверно отождествить понятие микропопуляции с ценопопуляцией, введенное Т.А. Работновым (Быков, 1983). Однако это не делается в работе сознательно, поскольку последнее больше привязано к ценоэкосистеме, а вместе с ней и к сообществу разных видов организмов, населяющих эту систему, и имеет больше полемический характер в выделении понятия и границ популяции вообще. Во всяком случае, в иной литературе, кроме некоторой отечественной, этот вопрос не дискутируется и не рассматривается. В этом отношении, несомненно, прав Э. Пианка (1981. С. 110) писавший о том, что «на практике провести границу между популяциями крайне трудно». И здесь же выше: «в некотором смысле они менее конкретны, но тем не менее они вполне реальны».

4.4. Полиморфизм цветка, на примере *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó – Пальчатокоренник Фукса.

Полиморфизм (от поли... и греч. *morphe* — форма), одновременное относительно постоянное наличие в пределах одного вида животных или растений двух или нескольких генотипически и фенотически отличающихся форм, встречающихся с частотой, превышающей частоту возможного повторного мутирования. Полиморфизм является одним из возможных механизмов генетического гомеостаза, сохраняющего популяцию как единую систему и обеспечивается генотипической изменчивостью и постоянным воспроизведением компонентов при размножении. Виды, содержащие много разновидностей и форм или склонные к их образованию, называются полиморфными (Энциклопедия..., 1986).

Среди всех рассматриваемых нами видов пальчатокоренников наибольшим генетическим разнообразием обладает, как выше было отмечено, вид *Dactylorhiza fuchsii* (пальчатокоренник Фукса). Высокий полиморфизм его проявляется в окраске цветков (от чисто белых до пурпурно-малиновых), пятнистости листьев и в размерных признаках цветка.

Исследователями Е. Якименко, Н. Гурьяновой и А. Шипуновым проводились статистические исследования по изучению сравнительной изменчивости признаков цветка у пальчатокоренников (семейство Орхидные). Измерялись следующие признаки цветков: (1) длина шпорца; (2) длина губы; (3) ширина губы; (4) длина средней лопасти губы; (5) длина боковой лопасти губы цветка. В результате анализа выяснилось, что изменчивость признаков цветка внутри растения оказалась в целом

ниже, чем между растениями, что позволяет использовать данные признаки для систематики [6].

На изучаемой территории мы решили провести собственные исследования, направленные на выявление статистически достоверных отличий размерных признаков цветка вида П. Фукса, обладающего, как уже отмечалось, высоким полиморфизмом. Для этого нами были сняты размерные признаки цветка П. Фукса в трех условных зонах (участках), различающихся по микроклиматическим условиям, а именно по уровню увлажнения и освещения. Об этом говорилось уже ранее. Измерялись те же признаки цветка, что были предложены выше авторами [6], но мы добавили ещё один по счёту шестой признак: длина шпорца, длина губы, ширина губы, длина средней лопасти губы, длина боковой лопасти губы и шестой признак – ширина средней лопасти губы (см. ниже таблицы 6–8).

Таблица 6

Данные измерений размерных признаков цветка П. Фукса

Участок №1 – Луг.						
№	Длина шпорца	Длина губы	Ширина губы	Длина средн. лопасти губы	Длина боковой лопасти губы	Ширина средней лопасти губы
1	9,5	8,0	11,5	5,5	6,5	2,0
2	8,0	7,5	11,5	5,0	5,5	2,0
3	7,0	7,0	8,0	4,0	7,5	3,0
4	6,0	6,0	11,0	4,6	6,0	3,1
5	8,5	7,5	9,5	4,0	7,0	2,1
6	6,0	7,0	10,0	2,3	6,0	2,1
7	7,1	7,3	10,9	3,6	7,0	2,9
8	7,5	6,9	9,0	4,1	5,3	2,1
9	7,0	8,5	10,0	5,0	6,5	2,5
10	9,0	7,0	10,5	3,0	7,9	3,0
11	7,1	7,1	11,5	4,5	6,0	2,3
12	8,0	8,9	12,0	4,1	8,0	2,9
13	9,1	7,1	10,9	4,0	6,0	2,5
14	8,5	7,6	9,0	4,1	6,5	2,2
15	8,7	8,0	10,9	4,0	7,2	2,6
\bar{x}	1,66	1,30	1,99	0,73	1,10	0,46
$m_{\bar{x}}$	2,76	1,68	3,96	0,53	1,20	0,21

Таблица 7

Данные измерений размерных признаков цветка П. Фукса

Участок №2 – Переходная зона.						
№	Длина шпорца	Длина губы	Ширина губы	Длина средн. лопасти губы	Длина боковой лопасти губы	Ширина средней лопасти губы
1	7,0	8,1	11,2	4,5	6,5	2,1
2	7,2	8,0	10,2	4,9	7,5	2,4
3	7,1	8,1	11,0	3,9	6,9	2,5
4	7,0	9,0	12,0	5,1	8,0	3,0
5	7,0	8,9	10,0	4,1	7,0	2,3
6	9,0	8,0	10,0	4,9	8,0	3,7
7	9,0	8,0	12,0	3,7	7,5	3,0
8	8,0	8,0	11,0	4,0	6,5	3,2
9	9,0	9,0	12,0	5,0	7,7	2,6
10	7,1	7,1	9,0	4,0	6,5	2,0
11	8,5	8,0	11,0	4,5	8,0	2,8
12	9,1	8,9	10,1	5,0	8,0	3,0
13	9,0	9,0	12,0	4,1	7,8	2,6
14	8,5	8,0	10,1	4,6	7,0	2,1
15	7,9	7,0	8,4	3,1	7,1	3,0
\bar{x}	0,16	0,12	0,20	0,11	0,11	0,09
$m_{\bar{x}}$	0,03	0,01	0,04	0,01	0,01	0,01

Таблица 8

Данные измерений размерных признаков цветка П. Фукса

Участок №3 – Возле леса.						
№	Длина шпорца	Длина губы	Ширина губы	Длина средн. лопасти губы	Длина боковой лопасти губы	Ширина средней лопасти губы
1	8,9	7,0	11,1	3,6	7,0	3,0
2	8,6	9,0	11,0	4,8	7,2	3,1
3	7,1	6,5	10,1	3,1	5,5	2,0
4	8,5	9,5	11,0	4,9	7,0	2,9
5	9,9	7,9	11,5	3,7	8,0	3,0
6	9,5	9,0	10,0	4,0	6,5	2,1
7	10,0	8,0	9,9	4,1	6,7	2,1
8	8,0	7,5	10,9	3,9	7,5	2,9
9	8,7	8,1	11,0	3,9	7,0	2,1
10	10,0	8,0	10,0	4,1	7,0	3,0
11	9,9	9,0	12,0	4,1	7,2	3,0
12	9,6	9,0	13,1	5,0	8,0	3,0
13	8,0	7,0	10,9	2,5	6,5	3,1
14	9,0	8,7	12,3	3,6	8,0	2,5
15	7,9	8,0	8,9	3,6	6,0	2,3
\bar{x}	8,91	8,15	10,91	3,93	7,01	2,67
$m_{\bar{x}}$	0,16	0,16	0,19	0,12	0,13	0,08

Для оценки статистически достоверных различий применялся t -критерий Стьюдента. Стандартное значение t -критерия (t_{st}) определялось по статистическим справочникам (Лакин, 1990, С. 323). Уровень значимости $\alpha=5\%$, число степеней свободы $k = 28$. В таблице 9 представлены фактические значения t -критерия (t_{ϕ}) и стандартное значение (t_{st}).

Таблица 9

Данные статистической обработки результатов измерений размерных признаков цветка П. Фукса

Условные зоны (участки)	t_{ϕ}					
	Длина шпорца	Длина губы	Ширина губы	Длина средн. лопасти губы	Длина боковой лопасти губы	Ширина средней лопасти губы
1--2	0,9	4,4	0,9	1,3	4,0	1,8
1--3	4,3	3,5	1,8	1,0	2,1	1,7
2--3	3,8	0,3	0,9	2,7	1,9	0,1
t_{st}	2,05	2,05	2,05	2,05	2,05	2,05

Сравнивая первую условную зону со второй, статистически достоверные отличия выявлены лишь для двух признаков из шести: длина губы и длина боковой лопасти губы.

Наибольшее количество статистически достоверных отличий (по трем признакам: длина шпорца, длина губы и длина боковой лопасти губы) отмечено в тех зонах, где ярче всего заметны отличия в уровне освещенности и увлажнения. На открытом лугу (1) уровень освещения выше, влажность почв меньше, а в зоне у самого леса (3), наоборот, избыточное увлажнение почв и низкий уровень освещенности.

При сравнении второй переходной зоны (2), между лесом и лугом, с третьей условной зоной открытого луга – возле леса (3) статистически достоверные отличия выявлены для двух признаков: длина шпорца и длина средней лопасти губы.

Наиболее показательными в данных условия обитания являются статистически достоверные отличия таких размерных признаков цветка как: длина шпорца, длина губы и длина боковой лопасти губы (различия в 2-х из 3-х), и чуть меньше – длина средней лопасти губы.

Не выявлено статистически достоверных отличий для ширины губы и ширины средней лопасти губы.

Проведенная статистическая обработка результатов позволяет предположить о наличии достоверных различий между исследованными параметрами П. Фукса в разных условия местообитания. Это говорит о наличии полиморфизма данного вида, проявляющегося в изменениях размерных признаков цветка, а именно длины

шпорца, длины губы, длины боковой лопасти губы и длины средней лопасти губы. Фото полиморфных цветков П. Фукса представлены в Приложении 1.

Широкий полиморфизм и тем самым генетическое разнообразие пальчатокоренника Фукса, высокая способность его к образованию гибридов с другими видами рода на исследуемой территории может свести на нет и без того малочисленные чувствительные редкие виды – П. балтийский, П. Руссова, П. Траунштейнера, ассимилируя их, путем частой гибридизации.

ВЫВОДЫ

1. В пределах исследуемой территории выявлены следующие виды рода Пальчатокоренник: П. балтийский, П. кровавый, П. мясо-красный, П. пятнистый, П. Руссова, П. Траунштейнера, П. Фукса.

2. П. балтийский, П. пятнистый, П. Руссова, П. Траунштейнера, П. Фукса на исследуемой территории произрастают в условиях одного экотопа – пойменно-низинный луг, где отмечен относительно ровный микрорельеф, с понижением в сторону поймы р. Лоза, и волнистый, местами кочковатый нанорельеф. Почвы дерново-глеевые, местами с вкраплениями серых лесных оподзоленных почв. Пальчатокоренники растут в местах понижения рельефа с умеренным и избыточным увлажнением, достаточной освещенностью и высокой прогреваемостью. Лишь П. Фукса проявляет явную экологическую толерантность по отношению к недостатку влаги и избытку солнечной радиации. П. Руссова и П. Траунштейнера тяготеют к тенистым условия обитания.

3. По отношению к антропогенным факторам П. балтийский, П. пятнистый, П. Руссова, П. Траунштейнера более чувствительны, в частности выдерживают лишь умеренное сенокошение. П. Фукса же напротив антропотолерантен.

П. кровавый и П. мясо-красный тяготеют к антропогенно-нарушенным местообитаниям. Эти виды отмечены в старых карьерных выемах, расположенных в пределах придорожной зоны трассы Ижевск-Глазов. Они произрастают на хорошо прогреваемом склоне юго-западной экспозиции в понижениях с выраженным низинно-возвышенным микрорельефом, в условиях большого поступления солнечной радиации, отсутствия сильного ветра, избытка тепла и влаги. Почвы дерново-средне и сильноподзолистые среднесуглинистые с выходом карбонатных пород на поверхность.

Кроме того, П. мясо-красный также произрастает на прилегающем к лесу пойменно-низинном лугу, в понижении рельефа на переувлажненных торфяно-глинистых почвах и на хорошо прогреваемой надпойменной террасе с признаками ведения хозяйственной деятельности (выпас скота). Тип местообитания – пойменный луг, с выраженным нарушенным микрорельефом, где отчетливо прослеживаются лунки, очевидно, антропогенного характера. Произрастает в условиях избыточного увлажнения и в местах выхода грунтовых вод.

4. Описанные растительные сообщества позволяют говорить о произрастании П. балтийского, П. пятнистого, П. Руссова, П. Траунштейнера, П. Фукса в злаково-разнотравно-манжетковом сообществе, где общее проективное покрытие травостоя составляет 90,2%.

В случае произрастания П. кровавого и П. мясо-красного в старых заброшенных карьерных выемках у дороги, устойчивого фитоценоза не выявлено. Общее проективное покрытие составляет всего 23%. Кроме этого, в ином месте, П. мясо-

красный встречается в разнотравно-лютиковом сообществе и в сообществе болотно-луговой растительности, общее проективное покрытие составляет 64%.

5. Характерными видами-спутниками растений для П. балтийского, П. пятнистого, П. Руссова, П. Траунштейнера и П. Фукса в изученных сообществах являются: чина луговая, клевер луговой, овсяница луговая, полевица тонкая, душистый колосок обыкновенный, подорожник ланцетолистный, лапчатка гусиная, черноголовка обыкновенная, тысячелистник обыкновенный и др.

Основные виды-спутники растений для П. кровавого – это: латук дикий (компасный), нивяник обыкновенный, мать-и-мачеха обыкновенная. Для П. мясо-красного виды-спутники – клевер ползучий, одуванчик лекарственный, нивяник обыкновенный, мать-и-мачеха обыкновенная.

6. По градации активности (в смысле Юрцева) П. балтийский, П. кровавый, П. мясо-красный, П. пятнистый, П. Руссова, П. Траунштейнера относятся к классу неактивных видов. Эти виды пальчатокоренников проявляют специфичность по отношению к условиям местообитания, а именно наличию выраженного и достаточного количества освещения, влаги; наличию почвенной микобиоты; не выдерживают антропогенного прессинга, т.е. относятся к видам с узкой экологической амплитудой. Эти факторы, как лимитирующие, ограничивают их распространение.

П. Фукса входит в класс среднеактивные виды. Это говорит о том, что и он не всегда может выдерживать изменения природных условий, чаще всего антропогенного характера, потому и относится к среднеактивным. Хотя отмечено, что он проявляет экологическую толерантность по отношению к недостатку влаги и освещения.

7. На территории исследования выявлена как минимум 21 разновидность двойных и 25 разновидностей тройных гибридных форм между изученными нами видами пальчатокоренников. Наиболее интенсивно гибридизирует с другими видами П. Фукса, что свидетельствует о его генетическом разнообразии и высокой способности к образованию гибридов с другими видами рода. Затем следуют П. пятнистый, П. Руссова, П. балтийский. Наименьшее количество межвидовых гибридов зафиксировано у П. мясо-красного и П. кровавого.

8. Результаты статистической обработки размерных признаков цветка позволяют предположить о наличии достоверных различий между исследованными параметрами П. Фукса в разных условия местообитания, что говорит о наличии полиморфизма данного вида, проявляющегося в изменениях таких размерных признаков цветка, как длина шпорца, длина губы, длина боковой лопасти губы и длина средней лопасти губы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Соглашаясь с мнением многих исследователей (Бузанов, 1975; Вахрамеева и др., 1991; Бурдыгина, 1994; Баландин, 1995; и др.), о том, что орхидеи относятся к числу наиболее уязвимых растений отечественной флоры, надо, безусловно, акцентировать вопрос их охраны в естественных условиях произрастания. К примеру, некоторые исследуемые нами виды рода Пальчатокоренник занесены в Красную книгу УР (П. балтийский и П. Траунштейнера), а другие (П. кровавый, П. мясо-красный, П. пятнистый, П. Фукса) являются претендентами для включения в неё.

На территории проведённых исследований ежегодно осуществляется хозяйственная деятельность (выпас скота, интенсивное сенокошение, сбор лекарственных трав), а также ярко выражена рекреационная нагрузка. Учитывая это, а также то, что протекающие здесь процессы гибридизации важны для хода дальнейшего видообразования в рамках данного рода, можно предложить следующее:

- ограничить ведение хозяйственной деятельности на данной территории;
- продолжить экологический и видовой мониторинг данной территории с целью выявления процессов видообразования и влияния условий внешней среды и местообитания;
- желательно создание внутри памятника природы микрозаказника на данной территории для сохранения выявленных видов и их сообществ.

Особо хочется подчеркнуть необходимость установления системы мониторинга за состоянием локальных популяций редких видов. В частности, проработка и внедрение системы оценки угрозы исчезновения редких видов могут являться основой для принятия решений применения того или иного метода сохранения локальных популяций. Конкретные же способы могут быть в каждом случае строго индивидуальны, поскольку требуют учета многих факторов (таких, например, как тенденция сокращения вида за период, декоративность, доступность, удаленность, используемость и другие).

Таким образом, внедрение системы ботанического и экологического мониторинга в целом для своевременного реагирования за изменениями в сообществах совместно с максимально полным сохранением экотопов и фитоценозов редких растений могут являться основой для сохранения их биологического разнообразия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аверьянов Л.В. Конспект рода *Dactylorhiza* Neck. ex Nevski (Orchidaceae), 2, 3 // Новости систематики высших растений, 1989. Т. 26. С. 47-56; 1990. Т. 27. С. 32-62.
2. Аверьянов Л.В. Орхидные средней России. // *Turczaninowia*, 2000. Т. 3. Вып. 1. С. 30-53.
3. Андропова Е.В., Ивасенко Ж.В., Вахрамеева М.Г. Выживаемость растений *Dactylorhiza maculata* s.l. (Orchidaceae) после пересадки из культуры *in vitro* в природные условия // Раст. ресурсы, 2007. Т. 43. № 1. С. 57-61.
4. Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР (Атлас) / Под ред. В.М. Шмидта. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1983. 208 с.
5. Базарон Э.Г., Асеева Т.А. «Вайдурья-онбо» – трактат индо тибетской медицины / Отв. ред. канд. филол. наук Б.-Д. Бадараев и канд. мед. наук В.Э. Назаров-Рыгдылон. Новосибирск: Изд-во «Наука», 1984. 118 с.
6. Баландин С.В. Методические основы составления кадастра популяций редких и исчезающих видов растений (на примере Свердловской области): Автореф. дисс. канд. биол. наук. Екатеринбург, 1995. 18 с.
7. Баранова О.Г. Особенности распространения представителей семейства Орхидные (Orchidaceae Juss.) в Удмуртской республике и их охрана // Вестник Удмуртского университета. 2006. № 10. С. 3-10.
8. Баранова О.Г., Пузырёв А.Н. Конспект флоры Удмуртской Республики (сосудистые растения): Монография. М.-Ижевск: Ин-т компьютерных исследований, 2012. 212 с.
9. Безносков А.И., Башмаков Л.Б., Нелюбин В.Г. Агроэкологическая оценка территории Удмуртии. Ижевск: ФГОУ ВПО Ижевская ГСХА, 2005. 120 с.
10. Белоусова Л.С., Денисова Л.В. Редкие растения мира. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 334 с. + 32 л. ил.
11. Биркмане К.Я., Табака Л.В. Охраняемые виды растений Латвийской ССР / Акад. наук Латв. ССР; Ин-т Биологии. Рига: Изд-во «Зинатне», 1974. 62 с.
12. Бузанов В.А. Материалы к флоре орхидных Удмуртии: Дипл. работа. Ижевск, 1972. 109 с.
13. Бузанов В.А. О распространении и охране орхидеи *Calypso bulbosa* (L.) Reichb.f. в Удмуртской АССР // Бюл. Глав. бот. сада. 1975. Вып. 95. С. 112-113.
14. Бузанов В.А. Необычные, интересные, редкие. Заметки о некоторых малоизвестных и малораспространенных видах растений природной флоры Удмуртии // Край Удмуртский: Сб. статей, очерков, рассказов о проблемах охраны природы / Под. ред. докт. биол. наук, проф. В.В. Туганаева. Ижевск: Удмуртия, 1984. Вып. 6. С. 64-79.
15. Бузанов В.А. Жемчужины растительного царства. Устинов: Удмуртия, 1987. 112 с.

16. Бурдыгина И.А. Орхидные на Среднем Урале (эколого-биологические особенности, структура популяций и проблема охраны): Автореф. дисс... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1994. 24 с.
17. Бутейко А.И. Сигнал тревоги – цветок лилии / Отв. ред. д-р с.-х. наук, проф. С.В. Шевченко. Львов: Изд. объедин. «Вища школа». Изд-во при Львов. ун-те, 1981. 103 с. (сер. Охрана окруж. среды)
18. Быков Б.А. Экологический словарь / Отв. ред. докт. биол. наук Л.Я. Курочкина. Алма-Ата: Изд-во «Наука» Казахской ССР, 1983. 216 с.
19. Вальтер Г. Общая геоботаника: Пер. с нем./ Перевод и предисловие Еленевского А.Г. М.: Мир, 1982. 264 с.
20. Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., Самсонов С.К. Орхидеи нашей страны / Отв. ред. канд. биол. наук Ю.Е. Алексеев. М.: Изд-во «Наука», 1991. 224 с.
21. Вахрамеева М.Г. Онтогенез и динамика популяций *Dactylorhiza Fuchsii* (Orchidaceae) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 11. С. 1683 - 1695.
22. Вахрамеева М.Г., Варлыгина Т.И., Татаренко И.В. Орхидные России (биология, экология и охрана). М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2014. 437 с.
23. Воронов А.Г. Геоботаника: Учеб. пособие для студ. биол. спец. 2-е изд., испр. и доп. М.: Изд-во «Высшая школа», 1973. 382 с.
24. Гаммерман А.Ф., Кадаев Г.А., Яценко-Хмелевский А.А. Лекарственные растения (Растения-целители): Справ. пособие. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во «Высшая школа», 1984. 400 с.
25. География Удмуртии: Учеб. пособие для общеобразоват. школ / Составители: М.Т. Козлова, В.М. Успенская; под ред. М.Т. Козловой. 2-е изд., испр. и доп. Ижевск: Удмуртия, 1999. 240 с.
26. География Удмуртии: природные условия и ресурсы: учеб. пособие / Под ред. И.И. Рысина. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2009. Ч. 1. 256 с.
27. Герасимов С.О., Журавлев И.М. Орхидеи. М.: Росагропромиздат, 1988. 208 с.
28. Говорухин В.С. Флора Урала. Определитель растений, обитающих на горах Урала и в его предгорьях от берегов Карского моря до южных пределов лесной зоны. Свердловск: Свердл. обл. изд-во Свердлгиз, 1937. 536 с.
29. Голенкин М.И. Курс высших растений. М., Л.: Госуд. изд-во БИОМЕДГИЗ, 1937. 599 с. + I-XI разд. паг.
30. Головкин Б.А. О чём говорят названия растений. М.: Агропромиздат, 1986. 160 с.
31. Горчаковский П.Л., Шурова Е.А. Редкие и исчезающие растения Урала и Приуралья / Отв. ред. докт. биол. наук И.К. Киршин. М.: Изд-во «Наука», 1982. 208 с.
32. Горышина Т.К. Экология растений: Учеб. пособие. М.: Изд-во «Высшая школа», 1979. 368 с.

33. Губанов И.А., Кисилева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). Тов-во науч. изд. КМК, Ин-т технологич. исслед., 2002. 526 с.
34. Гумбольдт А. География растений / Под общ. ред. акад. Н.И. Вавилова; под ред., с общей вводной статьей и биографическим очерком проф. Е.Ф. Вульфа. М., Л.: ОГИЗ-СЕЛЬХОЗГИЗ, 1936. 231 с.
35. Дарвин Ч. Опыление орхидей насекомыми // Сочинения в 9 тт. / Под ред. акад. В.Н. Сукачева. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 6. С. 70-254.
36. Еленевский А.Г., Соловьева М.П., Тихомиров В.Н. Ботаника высших, или наземных растений: Учеб. для студ. высш. пед. учеб. заведений. М.: Издат. центр «Академия», 2000. 432 с.
37. Елина Г.А. Аптека на болоте: Путешествие в неизведанный мир. СПб.: Изд-во «Наука», 1993. 496 с.
38. Ефимов П.Г. Орхидные северо-запада европейской России (Ленинградская, Псковская, Новгородская области). 2-е изд., испр. и доп. / Науч. ред.: докт. биол. наук Л.В. Аверьянов. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 220 с.
39. Ефимова Т.П. Определитель растений Удмуртии. Ижевск.: Изд-во «Удмуртия», 1972. 224 с.
40. Ефимова Т.П., Бузанов В.А. Наши северные орхидеи // Край Удмуртский: Сб. статей, рассказов и стихов. Вып. 4. Ижевск: Изд-во «Удмуртия», 1974. С. 93-96.
41. Железная Е.Л. Изменение структуры популяции *Dactylorhiza incarnata* (L.) Soó в процессе зарастания лугово-болотного комплекса сообществ в Московской области // Экология. 2009. № 1. С. 44-48.
42. Жизнь растений: В 6-ти т. / Гл. ред. А.Л. Тахтаджян. Т. 6. Цветковые растения / Под ред. акад. АН СССР А.Л. Тахтаджяна. М.: Изд-во «Просвещение», 1982. 543 с.
43. Игошева Н.И. Состояние популяций редких орхидных в Свердловской области // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы Всерос. конф. Часть 3. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2008. С. 344-346.
44. Иллюстрированный определитель растений Пермского края / С.А. Овеснов, Е.Г. Ефимик, Т.В. Козьминых и др. Пермь: Книжный мир, 2007. 743 с.
45. Ильминских Н.Г., Шадрин В.А., Шмидт В.М. Первые результаты изучения флоры Удмуртии методом конкретных флор // Вестн. Ленингр. ун-та. 1985. № 10. С. 50-57.
46. Ильминских Н.Г., Пузырёв А.Н. Распространение уральских эндемиков в Удмуртии // Охрана гено- и ценофонда травянистых биогеоценозов. Свердловск, 1988. С. 43-44.
47. Каден Н.Н., Терентьева Н.Н. Этимологический словарь латинских названий растений, встречающихся в окрестностях агробиостанции МГУ

«Чашниково»: Учеб. пособие для летн. практ. студ. I курса / Под общ. ред. проф. Е.Х. Золотарева; Под ред. канд. филолог. наук доц. В.И. Мирошниковой. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. Вып. 7. 204 с.

48. Кейлоу П. Принципы эволюции: Пер. с англ. / Под ред. д-ра биол. наук Б.М. Медникова. М.: «Мир», 1986. 128 с.

49. Красилов В.А. Эволюция и биостратиграфия / Отв. ред. док. биол. наук Н.Н. Воронцов. М.: Изд-во «Наука», 1977. 256 с.

50. Красная книга Кировской области: животные, растения, грибы. Изд. 2-е / Под ред., редкол.: докт. биол. наук О.Г. Баранова, Е.П. Лачоха, В.М. Рябов, В.Н. Сотников, Е.М. Тарасова, Л.Г. Целищева. ООО «Кировская областная типография». Киров, 2014. 336 с.

51. Красная книга Пермского края / Науч. ред. А.И. Шепель. Пермь: Книжный мир, 2008. 256 с.

52. Красная книга Республики Башкортостан: В 2 т. Том 1. Растения и грибы. 2-е изд., доп. и переработ. / Под ред. д-ра биол. наук, проф. Б.М. Миркина. Уфа: МедиаПринт, 2011. 384 с.

53. Красная книга Республики Коми. Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и животных / Под ред. А.И. Таскаева. М.: Изд-во Дик, 1999. 528 с.

54. Красная книга Республики Татарстан (животные, растения, грибы). Изд. второе / Отв. ред. В.А. Бойко, докт. биол. наук, проф. и Т.В. Рогова, докт. биол. наук, проф. Казань: Изд-во «Идея-Пресс», 2006. 832 с.

55. Красная книга РСФСР: Растения / Под ред. Р.В. Камелина. М.: Росагропромиздат, 1998. 590 с.

56. Красная книга Российской Федерации (Растения и грибы) / Отв. ред. Л.В. Бардунов, докт. биол. наук, В.С. Новиков, докт. биол. наук, академик РАЕН. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 855 с.

57. Красная Книга Среднего Урала (Свердловская и Пермская области): Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений / Под ред. В.Н. Большакова и П.Л. Горчаковского. Екатеринбург: Изд-во Урал. унт-та, 1996. 279 с.

58. Красная книга Удмуртской Республики: Сосудистые растения, лишайники и грибы / Под ред. В.В. Туганаева. Ижевск: Изд. дом «Удмуртский университет», 2001. 290 с.

59. Красная книга Удмуртской Республики. Изд. 2-е / Под ред. О.Г. Барановой. Чебоксары: «Перфектум», 2012. 458 с.

60. Кузин Б.С. Упадок систематики (1. Система, эволюция, мультимодация) // Природа, 1992а. № 5. С. 80-88.

61. Кузин Б.С. Упадок систематики (2. О природе систематических категорий) // Природа, 1992б. № 8. С. 84-91.

62. Кузнецов М.Ф. Микроэлементы в почвах Удмуртии. Ижевск: Изд-во Удм. ун-та, 1994. 287 с.
63. Куликов П.В., Золотарева Н.В., Подгаевская Е.Н. Эндемичные растения Урала во флоре Свердловской области / Науч. ред. В.А. Мухин. Екатеринбург: Голицкий, 2013. 612 с.
64. Лакин Г.Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Изд-во «Высшая школа», 1990. 325 с.
65. Лесные травянистые растения. Биология и охрана: Справочник / Алексеев Ю.Е., Вахрамеева М.Г., Денисова Л.В., Никитина С.В., М.: Агропромиздат, 1988. 223 с.
66. Линней К. Философия ботаники. Пер. с лат. / Отв. ред. П.А. Генкель, Б.А. Старостин. М.: Изд-во «Наука», 1989. 456 с. (сер. «Классики науки»).
67. Луговые травянистые растения. Биология и охрана: Справочник / Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. М.: Агропромиздат, 1990. 183 с.
68. Любен А. Руководство к систематическому изучению Ботаники для школ и самообучения / по четвертому изданию составил А. Бекетов, проф. ботаники при С.-Петерб. ун-те, со многими рис. в тексте. Часть 2. С. Петербург: Изд. П. Канчаловского, 1869. Курс третий, четвертый. С. 205-550.
69. Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 600 с.
70. Майснер А.Д. Жизнь растений в неблагоприятных условиях. Мн.: Изд-во «Вышэйшая школа», 1981. 96 с.
71. Мамаев С.А., Князев М.С., Куликов П.В., Филиппов Е.Г. Орхидные Урала: систематика, биология, охрана. Екатеринбург, 2004. 124 с.
72. Медников Е. Размышления об эволюции // Наука и жизнь, 1987. № 9. С. 90-96. + цветн. вкл. (V).
73. Миркин Б.М., Розенберг Г.С., Наумова Л.Г. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Отв. ред.: докт. биол. наук Т.А. Работнов и докт. биол. наук Ю.А. Злобин. М.: Изд-во «Наука», 1989. 223 с.
74. Миркин Б.М., Наумова Л.Г., Мулдашев А.А. Высшие растения: краткий курс систематики с основами науки о растительности: Учебник. М.: Логос, 2001. 264 с.
75. Муравьева Д.А. Фармакогнозия: Учебник. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Изд-во «Медицина», 1991. 560 с.
76. Невский С.А. Сем. Ятрышниковые – *Orchidaceae* Lindl. // Флора СССР в 30 тт.: Т. 4 / Гл. ред. и ред. тома акад. В.Л. Комаров. Л.: Изд-во АН СССР, 1935. С. 589-730.
77. Одум Ю. Экология: в 2-х т. Пер. с англ. / Под ред. акад. В.Е. Соколова. М.: «Мир», 1986. Т. 1. 328 с.; Т. 2. 376 с.

78. Определитель высших растений Башкирской АССР / Отв. ред. д-р биол. наук Е.В. Кучеров, канд. биол. наук А.А. Мулдашев. (часть 1). М.: Изд-во «Наука», 1988. 316 с.
79. Определитель растений Кировской области / Отв. ред. доц. И.А. Шабалина; Науч. конс. д-р биол. наук, проф. А.И. Толмачев. Киров. гос.-пед. ин-т им. В.И. Ленина. Киров, 1975. Часть I. 256 с.
80. Определитель сосудистых растений Среднего Урала / П.Л. Горчаковский, Е.А. Шурова, М.С. Князев и др.; Отв. ред. член-корр. РАН П.Л. Горчаковский. М.: «Наука», 1994. 525 с.
81. Основы микроразмножения редких растений: учеб.-метод. пособие. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2009. 64 с.
82. Пермьяков Ф.И. Почвы Удмуртии повышение их плодородия. Ижевск: Изд-во «Удмуртия», 1972. 221 с.
83. Пианка Э. Эволюционная экология: Пер. с англ. / Перевод Гилярова А.М., Матвеева В.Ф.; Под ред. и предисл. акад. М.С. Гилярова. М.: Изд-во «Мир», 1981. 400 с.
84. Положий А.В. Практическое руководство по гербарному делу. Кемерово: «АЗиЯ», 1998. 32 с.
85. Почвоведение с основами геоботаники / Л.П. Груздева, А.А. Яскин, В.В. Тимофеев и др.; Под ред. Л.П. Груздевой, А.А. Яскина. М.: Агропромиздат, 1991. 448 с.
86. Природа Удмуртии / Науч. ред. проф. А.И. Соловьев. Ижевск: Изд-во «Удмуртия», 1972. 399 с.
87. Растительность Европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Изд-во «Наука», 1980. 429 с. + 9 с. прил.
88. Редкие и исчезающие виды растений и животных Удмуртии / Отв. ред. В.В. Туганаев. Ижевск: Изд-во «Удмуртия», 1988. 144 с.
89. Редкие и исчезающие растения и животные Чувашской АССР. Каталог / Отв. ред. А.И. Олигер. Чебоксары, 1988. 288 с.
90. Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Москва: Гос. изд-во «Высшая школа», 1962. 377 с.
91. Скворцов А.К. Гербарий. Пособие по методике и технике / Отв. ред. докт. биол. наук проф. Л.И. Прилипка. М.: Изд-во «Наука», 1977. 199 с.
92. Смольянинова Л.А. Сем. Orchidaceae // Флора европейской части СССР в 12 т.: Т. II / Под ред. А.А. Федорова; ред. тома Т.В. Егорова. Л.: Изд-во «Наука», 1976. 234 с.
93. Снятков А., Ширяев Г. и Перфильев И. Определитель растений лесной полосы северо-востока Европейской России, Губ. Вологодская с Сев.-Двинской, Вятская, Костромская, Пермская (кроме степи), Ярославская, юг Архангельской и сев. Урал. Изд. 2-е, испр. и доп. / Под ред. И.А. Перфильева. Вологда: Издание Вологод. обл. отд-ия госизд-ва, 1922. 215 с.

94. Современная фитотерапия / Под. ред. чл.-корр. проф. д-ра Веселина Петкова. София: Изд-во «Медицина и физкультура», 1988. 504 с.
95. Соколов С.Я., Замотаев И.П. Справочник по лекарственным растениям (фитотерапия). М.: Изд-во «Медицина», 1984. 464 с.
96. Талиев В.И. Определитель высших растений европейской части СССР. 7-е изд. М.: Госуд. медиц. изд-во «Медгиз», 1932. 646 с.
97. Тахтаджян А.Л. Происхождение покрытосеменных растений. М.: Гос. изд-во «Советская наука», 1954 а. 96 с.
98. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений / Отв. ред. Д.В. Лебедев. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1954 б. 214 с.
99. Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М., Л.: Изд-во «Наука», 1966. 611 с.
100. Тахтаджян А.Л. Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Изд-во «Наука», 1970. 144 с.
101. Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л.: Изд-во «Наука», 1987. 439 с.
102. Турова А.Д., Сапожникова Э.Н. Лекарственные растения СССР и их применение. 4-е изд. стереотип. М.: Изд-во «Медицина», 1984. 304 с.
103. Удмуртская Республика: Энциклопедия. Изд. 2-е, испр. и доп. / Гл. ред. В.В. Туганаев. Ижевск: Изд-во «Удмуртия», 2008. 768 с.
104. Федорук А.Т. Ботаническая география: Полевая практика. Минск.: Изд-во БГУ, 1976. 224 с.
105. Флора Мурманской области / Отв. ред. А.И. Пояркова; АН СССР, Кольский фил. им. С.М. Кирова. Полярно-альп. бот. сад. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1954. Вып. II. 289 с.
106. Флора северо-востока европейской части СССР в 4-х тт. Сем. *Superaceae*–*Caryophyllaceae* / Под. ред. А.И. Толмачева. Л.: Изд-во «Наука», 1976. Т. II. 316 с.
107. Флора Сибири в 14 томах: Т. 4. *Agaceae*–*Orchidaceae* / Под ред. д-ра биол. наук проф. Л.И. Малышева, д-ра биол. наук Г.А. Пешковой; Ред. изд. Л.И. Малышев. Новосибирск: Изд-во «Наука», 1987. 248 с.
108. Фукарек Ф., Мюллер Г., Шустер Р. Растительный мир Земли: В 2-х томах; Пер. с нем. / Под ред. Ф. Фукарека; Перевод и предисл. Сладкова А.Н. М.: «Мир», 1982. Т. 1. 136 с.
109. Хржановский В.Г. Курс общей ботаники (систематика, элементы экологии и географии растений). Учебник для сельхозвузов. М.: Изд-во «Высшая школа», 1976. 480 с.
110. Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Практикум по курсу общей ботаники. 2-е изд. М.: Агропромиздат, 1989. 416 с.
111. Цвелёв Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА (СПб. госуд. хим.-фарм. акад.), 2000. 782 с.

112. Цветовой атлас растений: Пер. со словац. / Д. Рандушка, Л. Шомшак, И. Габерова; Первое рус. изд-е. Братислава: Изд-во «Обзор», 1990. 413 с. (сер. «Картинки природы»)
113. Шадрин В.А. Основные этапы трансформации флоры и пути сохранения реликтов в Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. 1995. Вып. 3. С. 104-115.
114. Шадрин В.А. Обогащение флоры Удмуртии: миграции, локализации, предпосылки и условия // Вестн. Удм. ун-та. 1999. № 5. С. 13-33.
115. Шадрин В.А. Некоторые эколого-ценотические и ландшафтные особенности редких видов растительного покрова Удмуртии // Вестн. Удм. ун-та. 2001. № 7. С. 44-63.
116. Шадрин В.А. Историческая обусловленность зонального характера растительного покрова Удмуртии / Ботанические исследования в азиатской России: Материалы XI съезда Рус. бот. об-ва. Том 2. Барнаул: Изд-во «АзБука», 2003. С. 478-480.
117. Шадрин В.А. Проявление зональности растительного покрова Удмуртской Республики через её локальные флоры // Развитие сравнительной флористики в России: вклады школы А.И. Толмачева: Материалы VI рабоч. совещ. по сравнит. флористике / Коми науч. центр УрО Российской АН. Сыктывкар, 2004. С. 69-77.
118. Шадрин В.А. Зонально-экологические аспекты растительного покрова Удмуртии / 7-я науч.-практ. конф. преподават. и сотр. УдГУ, посвящ. 245-летию г. Ижевска: Материалы конф.; Ч. 2. / Отв. ред. д.ф.-м.н. В.А. Журавлев. Ижевск, 2005. С. 174-178.
119. Шадрин В.А. Подхода и параметры флористики в зональном аспекте растительного покрова // Флористические исследования в Средней России: Материалы VI науч. совещ. По флоре Средней России / Под ред. В.С. Новикова, А.А. Новикова и А.В. Щербакова. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. С. 176-179.
120. Шадрин В.А. Популяционные особенности некоторых видов орхидей рода Пальчатокоренник (*Dactylorhiza* Nevski) на территории Удмуртии // Современное состояние и пути развития популяционной биологии: Материалы X Всерос. популяц. Семинара / Отв. ред. Н.В. Глотов, науч. ред. В.В. Туганаев. Ижевск: Изд-во «КнигоГрад», 2008 а. С. 213-215.
121. Шадрин В.А. Водоразделы, биоразнообразие, резерваты // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Материалы Всерос. конф. Рус. бот. об-ва. Часть 3. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2008 б. С. 402-405.
122. Шадрин В.А. Растительный покров // Можгинскому району 80 лет. Природные условия и экология (под науч. ред. И.И. Рысина, М.И. Шишкина). Ижевск: КнигоГрад, 2010. С. 72-101.
123. Шадрин В.А. Состояние и развитие лесов центральной части территории Удмуртии (на примере природнохозяйственной системы села Люк Завьяловского района). Часть 2. Характеристика и экологическая ценность сообществ // Ежегодник

финно-угорских исследований. Выпуск 2. / Науч. ред. Н.И. Леонов; отв. ред. Д.И. Черашняя. Ижевск: Изд-во «Удмуртский университет», 2011. С. 103-120.

124. Шадрин В.А. Растительный покров природного парка «Шаркан»: Особенности и уникальность, анализ и характеристика. Ижевск: Издат. центр «Удмуртский университет», 2016. 168 с.

125. Шадрин В.А. Биоразнообразие в историческом аспекте растительного покрова Удмуртии // Наука Удмуртии, 2017. № 4 (82). С. 180-194.

126. Шадрин В.А. Особенности растительного покрова урбанизированной среды. Часть 2. Лесная растительность // Наука Удмуртии, 2019. № 3 (89). С. 138-149.

127. Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л: Изд-во Ленингр. ун-та, 1980. 176 с.

128. Шмитхюзен И. Общая география растительности: Пер. с нем. / Ред. и предисл. Т.Б. Вернандер. М.: Изд-во «Прогресс», 1966. 310 с.

129. Шостаковский С.А. Систематика высших растений. М.: Изд-во «Высшая школа», 1971. 352 с.

130. Щербаков А.В., Майоров С.Р. Инвентаризация флоры и основы гербарного дела: Методические рекомендации / Под ред. проф. В.С. Новикова. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2006. 50 с.

131. Энциклопедия виноградарства: в 3-х тт. / Гл. ред. А. И. Тимуш. Кишинев: Гл. ред. Молд. изд-ва «Советская энциклопедия», 1986. 1500 с.

132. Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята (северо-восток Сибири): Проблемы истории высокогорных ландшафтов. Л.: Изд-во «Наука», 1968. 236 с.

133. Ярошенко П.Д. Геоботаника: Пособие для студ. пед. вузов. М.: Изд-во «Просвещение», 1969. 200 с.

134. Bateman R.M., Denholm I. A reappraisal of the British and Irish dactylorchids, 1. The tetraploid marsh-orchids // *Watsonia*. 1983. № 14. P. 347-376.

135. Camus E.G. Iconographie des Orchidées d'Europe et du Bassin Méditerranéen. Avec la collaboration, pour L'Anatomie et la Biologie, de A. Camus. Texte. Tome I / Paul Lechevalier. Editeur 12, Rue de Tournon, 12. Paris (VI^o). 1929. 320 pages. Tome II / Paul Lechevalier. Editeur 12, Rue de Tournon, 12. Paris (VI^o). 1929. Pages 321-560. + Atlas. 1928. 23 pages. (Planches Nos 123 a 133).

136. Freidinger L. Die Orchideengattung *Dactylorhiza*: Variationsbreite und Verbreitung in der Steiermark // *Not. Flora Steiermarc*. 1982. 6. S. 3-10.

137. Jagiello M. Analisis of population variability and distribution of species from the *Dactylorhiza maculata* group (*Orcidaceae*) in Poland // *Fragmenta Floristica et Geobotanica*. 1986/87. Ann. XXXI-XXXII. Pars 3-4. P. 333-383.

138. Hoffmannova E. Jak založit herbář. Praha: Mlada fronta, 1984. 303 str.

139. Kresánek J., Krejča J. Atlas liečivých rastlin a lesných plodov. Vydavateľstvo Osveta, n.p., Martin roku 1977. 768 s.

140. Rossi W. Italian Orchids. Plates by Anne Eldredge Maury. Quaderni di Conservazione della Natura. 2002. 333 c.

141. Rothmaler W. Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Gefäßpflanzen. Berlin: Volk und Wissen Volkseigener Verlag, 1972. 612 s.

142. Rothmaler W. Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD. Atlas der Gefäßpflanzen. Berlin: Volk und Wissen Volkseigener Verlag, 1988. Band 3. 752 s.

Электронный ресурс

[1]. (http://flower.onego.ru/orchid/dactyl_s.html).

[2]. (<http://forum.tvoyasad.ru/pal-chatokorennik-baltiyskij-t6106.html>).

[3]. (<http://www.flowersweb.info/forum/forum14/topic15282/messages/>).

[4]. (<http://ru.wikipedia.org/wiki/Dactylorhiza>).

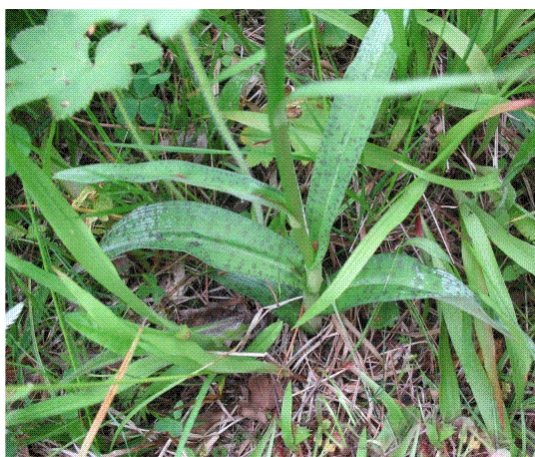
[5]. (http://flower.onego.ru/orchid/book_10.html).

[6]. (<http://herba.msu.ru/shipunov/belomor/2003/flora/dact.htm>)

ПРИЛОЖЕНИЕ

1. Фотографии видов и гибридных форм пальчатокоренников
2. Карта-схема района исследований (памятник природы «Игра-Чемошур»)
3. Карта-схемы локализации особей пальчакоренников на территории памятника природы «Игра-Чемошур» и дер. Сундур
4. Сводная фитоценологическая таблица геоботанических описаний памятника природы «Игра-Чемошур» и дер. Сундур
5. Сводная таблица встречаемости видов-спутников в сообществах с участием пальчатокоренников (по данным геоботанических описаний)

Виды и гибридные формы пальчатокоренников



Dactylorhiza baltica (Klinge) – Пальчатокоренник балтийский



Dactylorhiza cruenta (O.F. Muell.) Soó – Пальчатокоренник кровавый



Dactylorhiza ochroleuca
(Wüsten. ex Boll) Holub –
П. жёлто-белый, окр.Тобольска



Dactylorhiza incarnata (L.) Soó – Пальчатокоренник мясо-красный



Dactylorhiza maculata (L.) Soó – Пальчатокоренник пятнистый



Dactylorhiza russowii (Klinge) Holub – Пальчатокоренник Руссова



Dactylorhiza traunsteineri (Saut) Soó – Пальчатокоренник Траунштейнера



Dactylorhiza fuchsii (Druce) Soó – Пальчатокоренник Фукса



Dactylorhiza majalis (Rchb.) Hunt & Summern. – Пальчатокоренник майский

Гибридные формы пальчатокоренников



П. балтийский × П. Фукса



П. балтийский × П. Траунштейнера



П. балтийский × П. Фукса (П. пятнистый)



П. балтийский × П. Руссова (П. Фукса)



П. пятнистый × П. Фукса



П. пятнистый × П. Фукса



П. пятнистый × П. Траунштейнера
(П. Руссова)



П. Руссова × П. Траунштейнера



П. Руссова × П. балтийский (П. Фукса)



П. Руссова × П. Фукса (П. балтийский)



П. Траунштейнера × П. пятнистый



П. Траунштейнера × П. пятнистый



П. Фукса × П. балтийский



П. Фукса × П. балтийский



П. Фукса × П. пятнистый



П. Фукса × П. Траунштейнера



П. Фукса × П. балтийский
(П. мясо-красный)

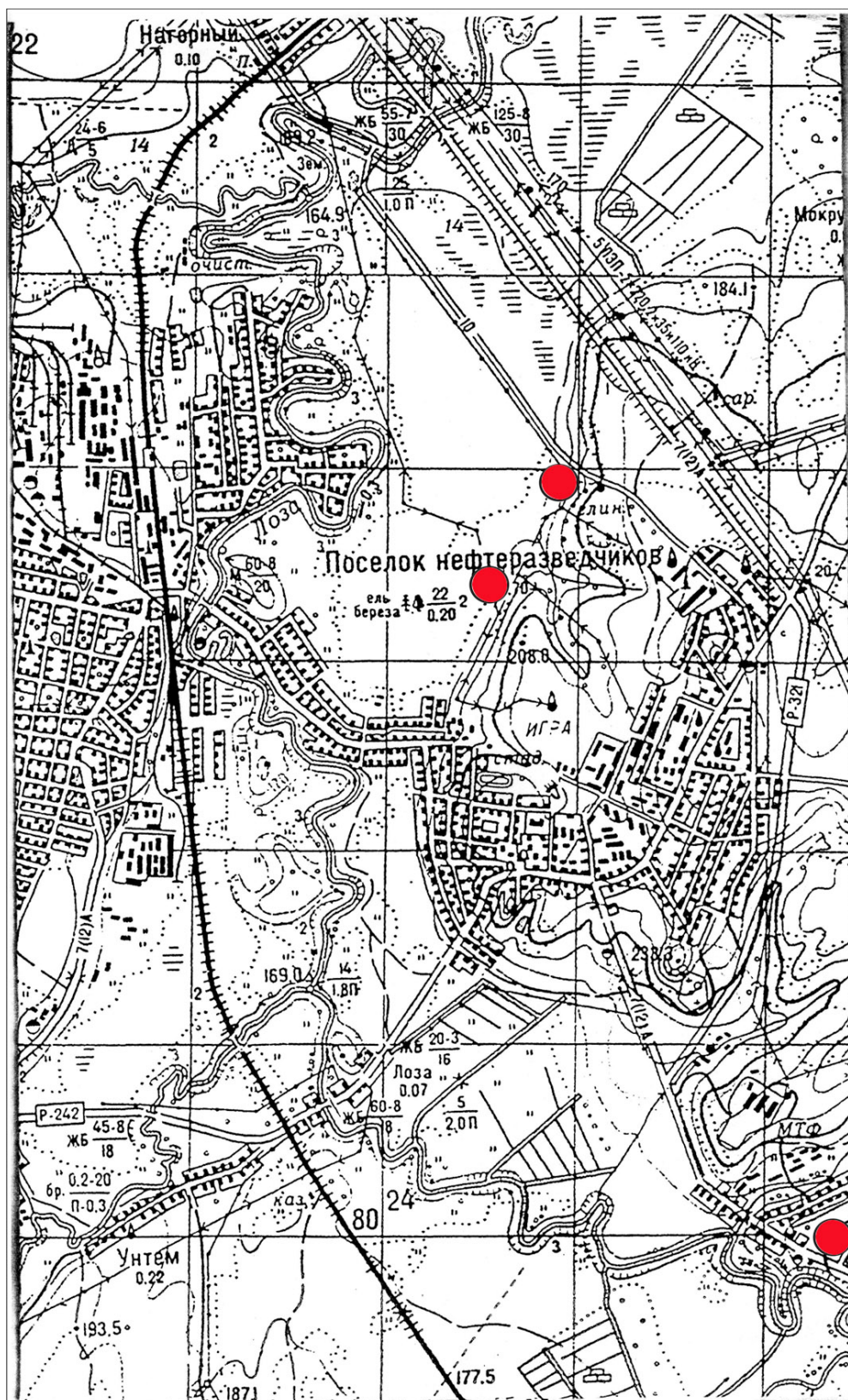


П. Фукса × П. пятнистый (П. Руссова)

Полиморфизм цветка *Dactylorhiza fuchsii* (Druce) Soó



Карта-схема района исследований (памятник природы «Игра-Чемошур»
и дер. Сундур южная точка локализации)



Карта-схемы локализации особей пальчакоренников

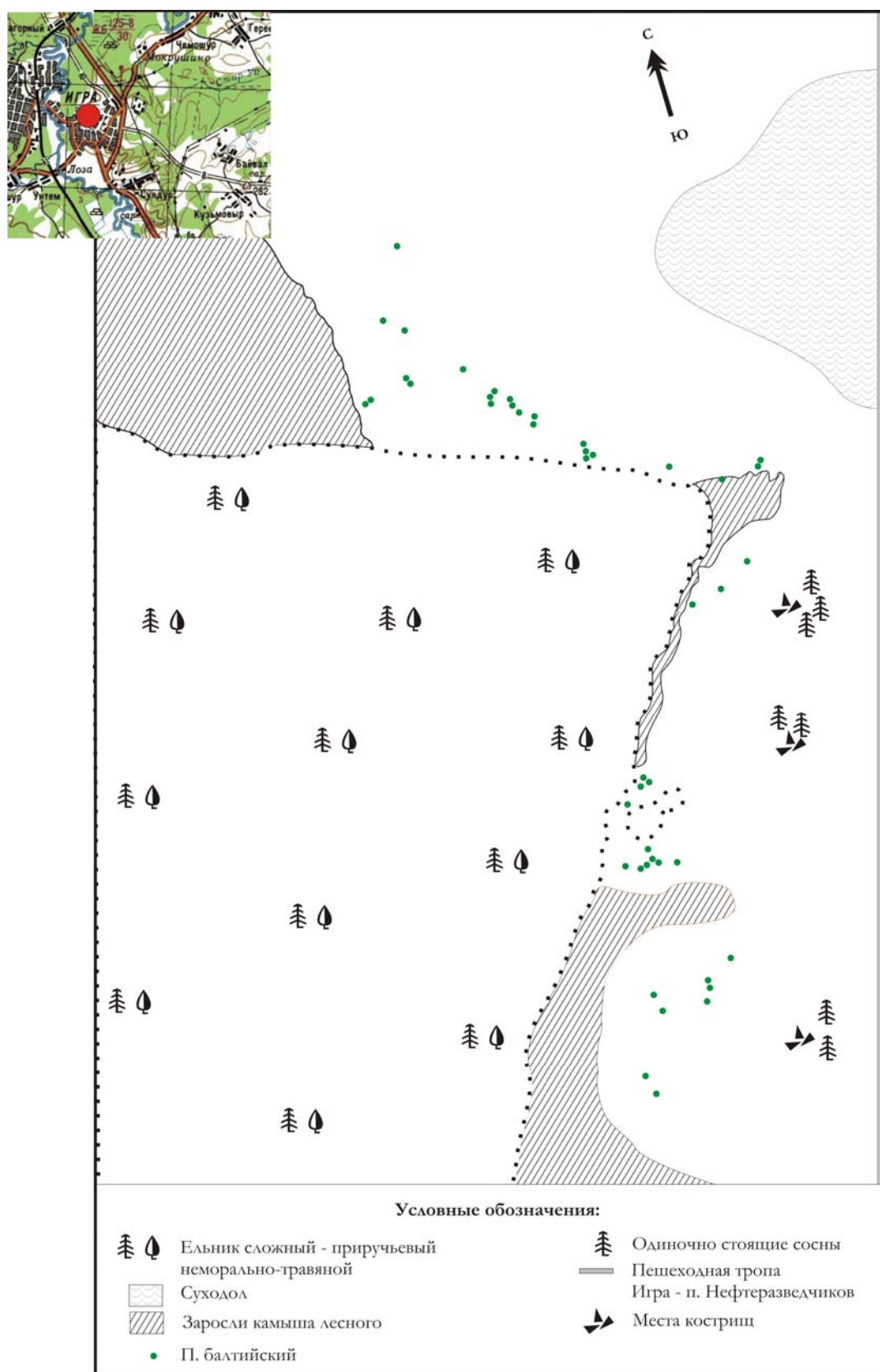


Рис. 1. Карта-схема локализации особей П. балтийского на территории памятника природы «Игра-Чемошур»

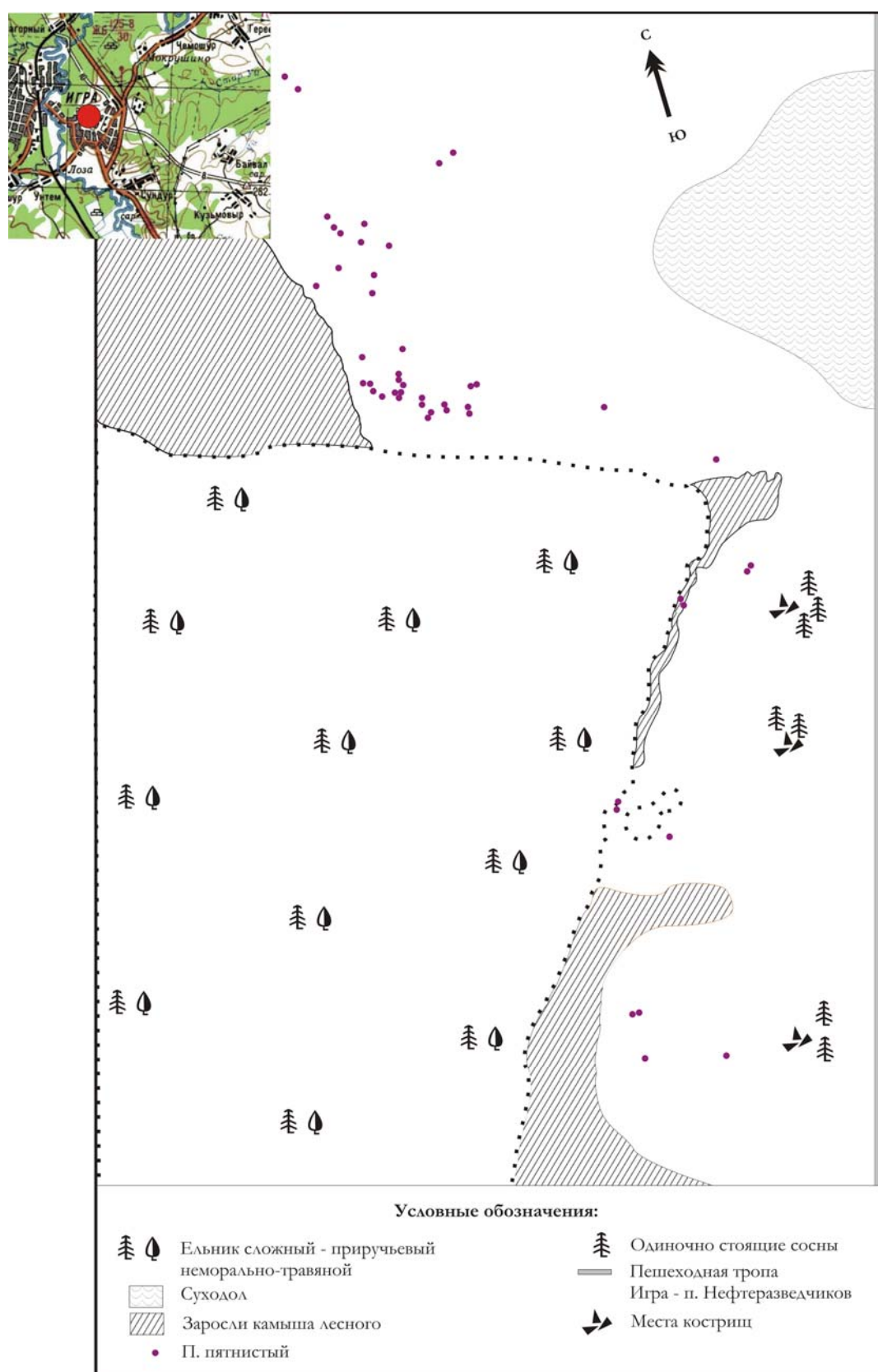


Рис. 2. Карта-схема локализации особей П. пятнистого на территории памятника природы «Игра-Чемошур»

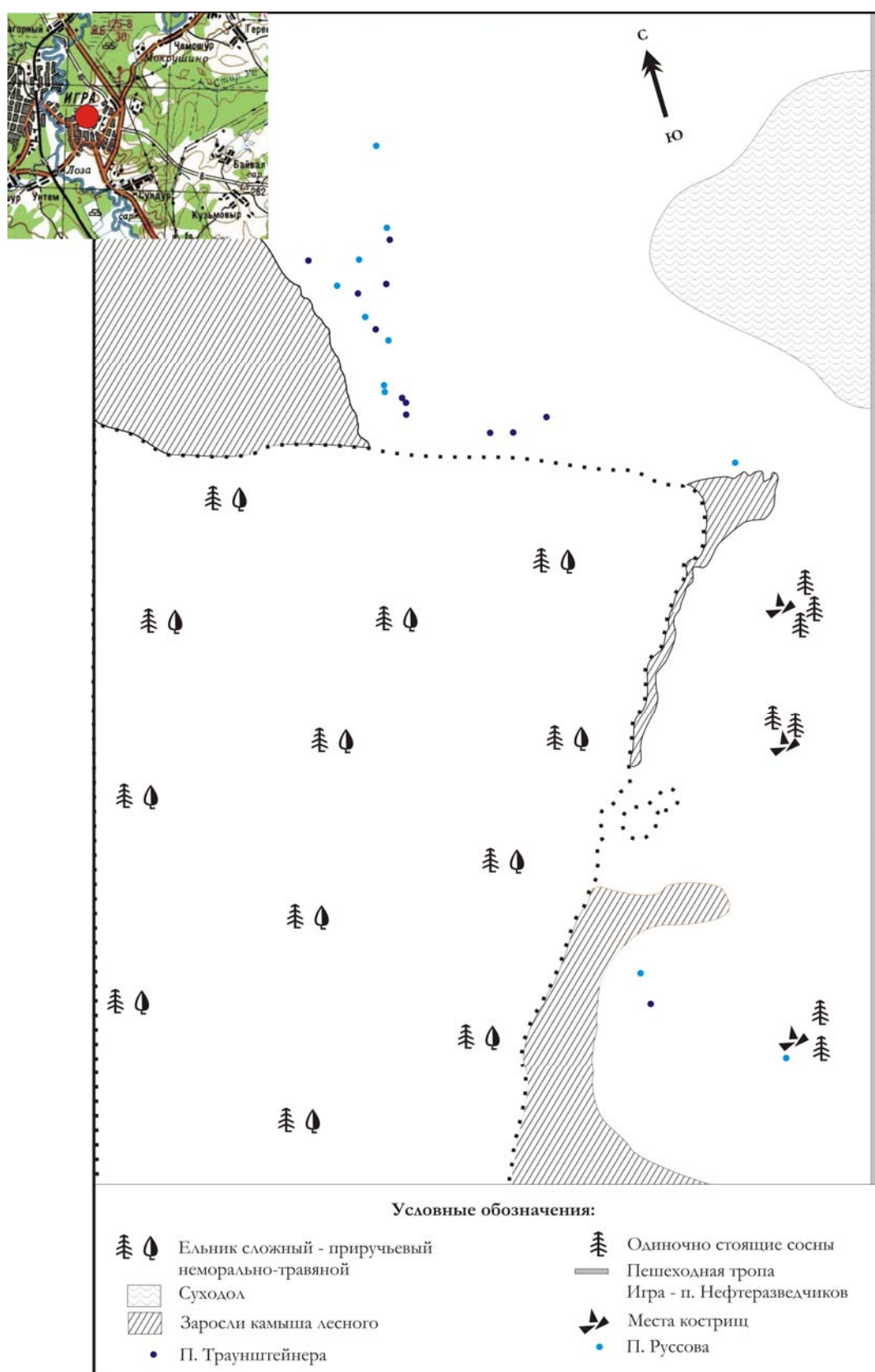


Рис. 3. Карта-схема локализации особей П. Руссова и П. Траунштейнера на территории памятника природы «Игра-Чемошур»

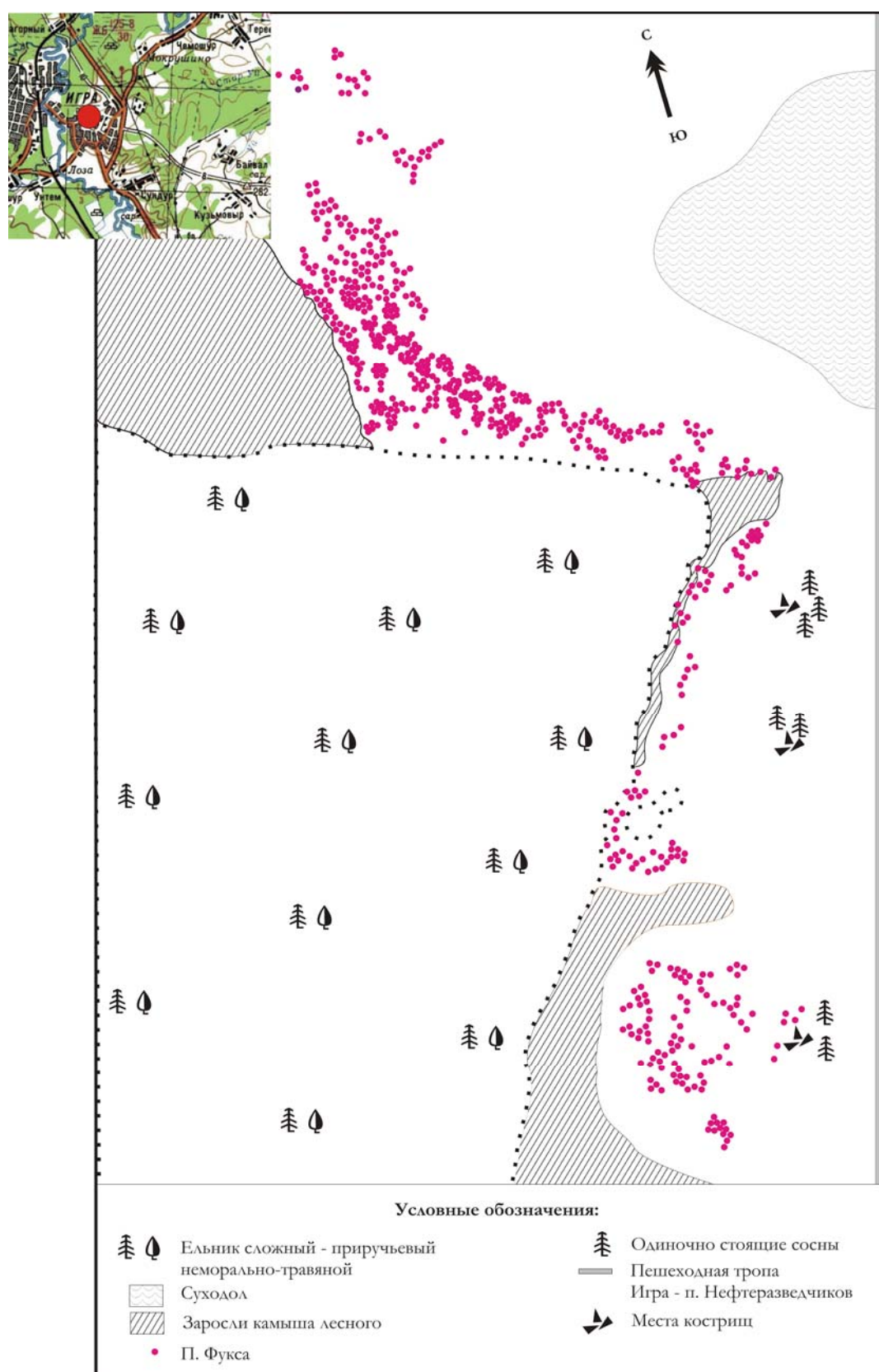


Рис. 4. Карта-схема локализации особей П. Фукса на территории памятника природы «Игра-Чемошур»

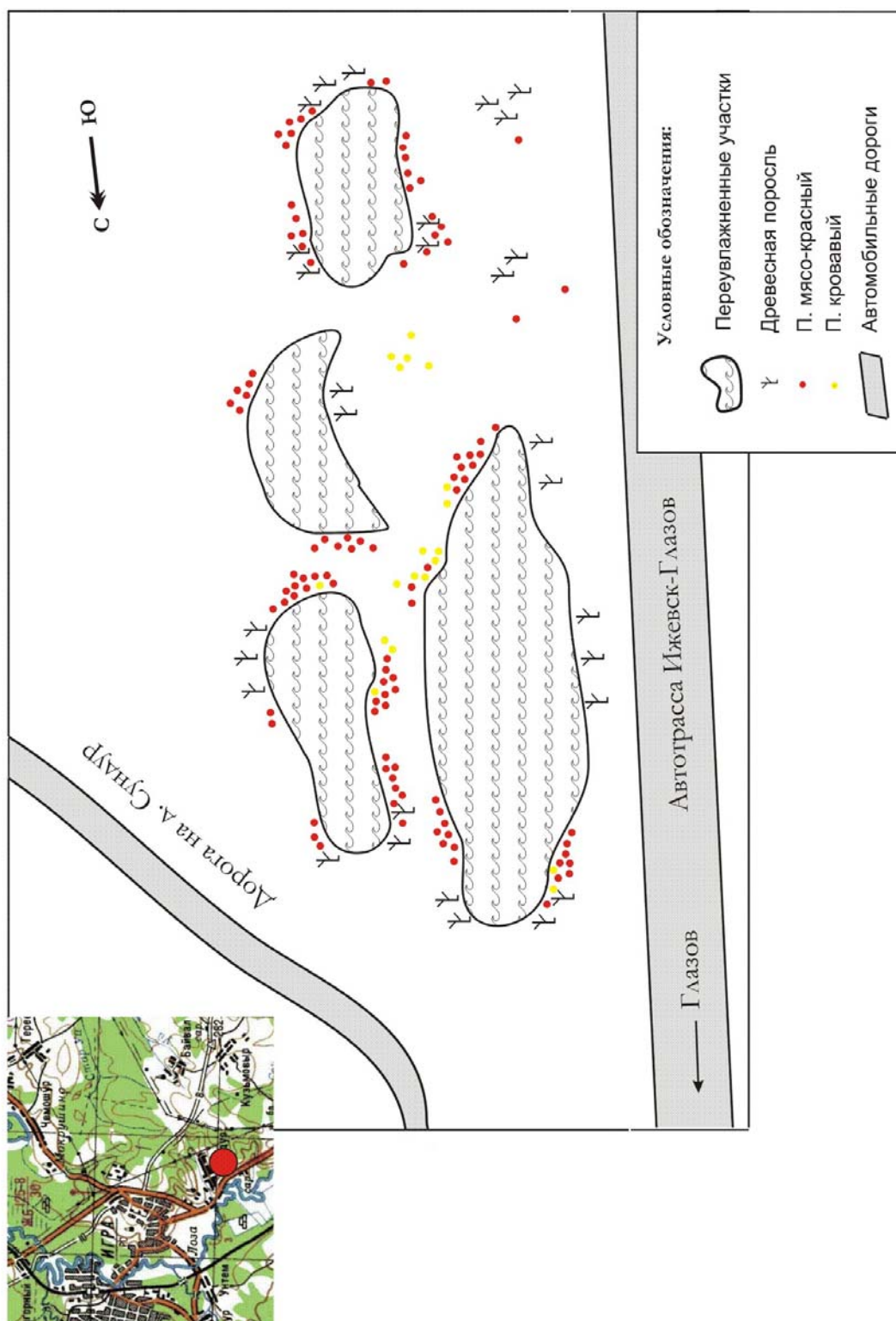


Рис. 5. Карта-схема локализации особей *P. krasnov* и *P. krasnov* (деревня Сундур)

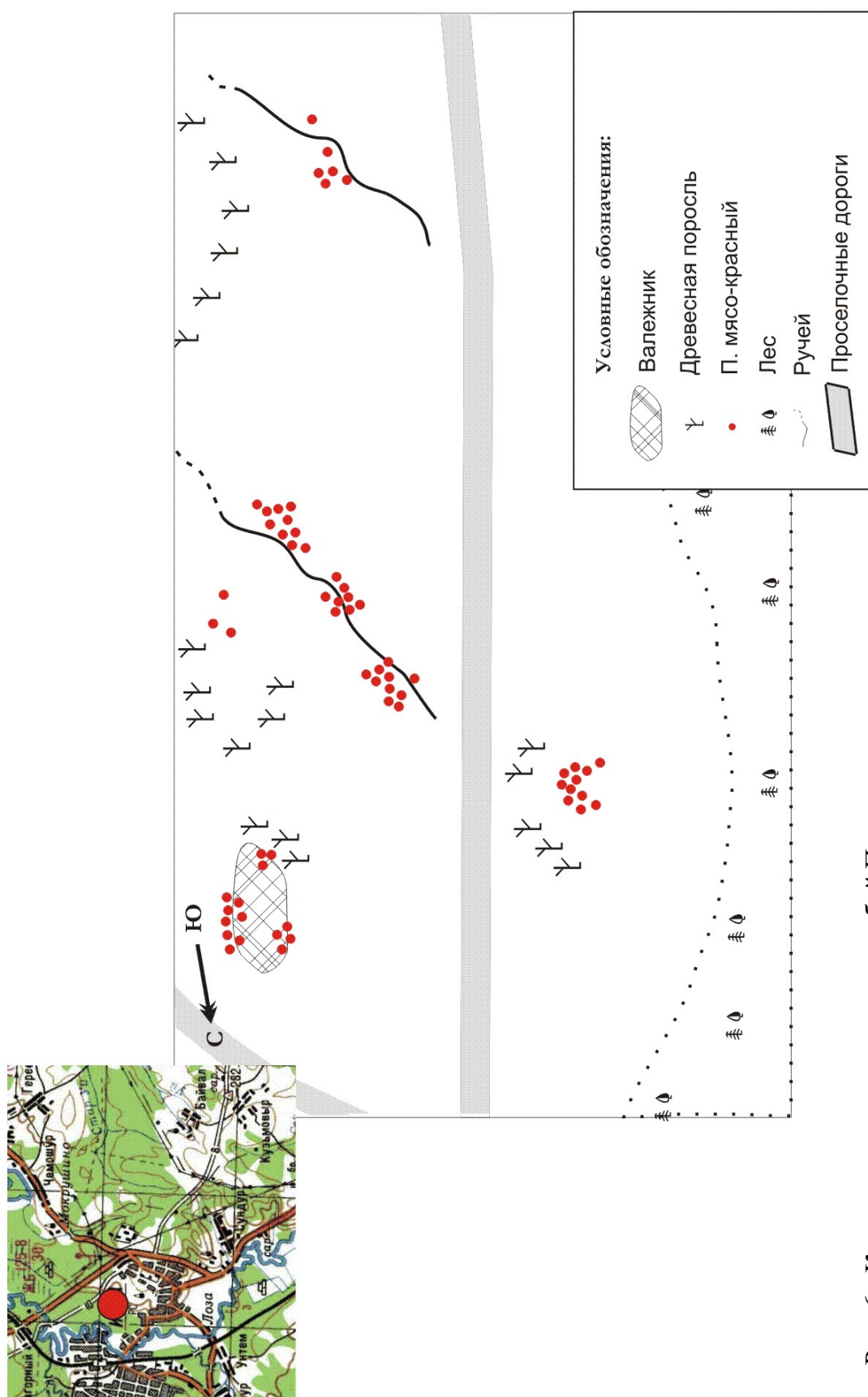


Рис. 6. Карта-схема локализации особей П. мясо-красного на территории памятника природы «Игра-Чемошур» (поселок Нефтеразведчиков)

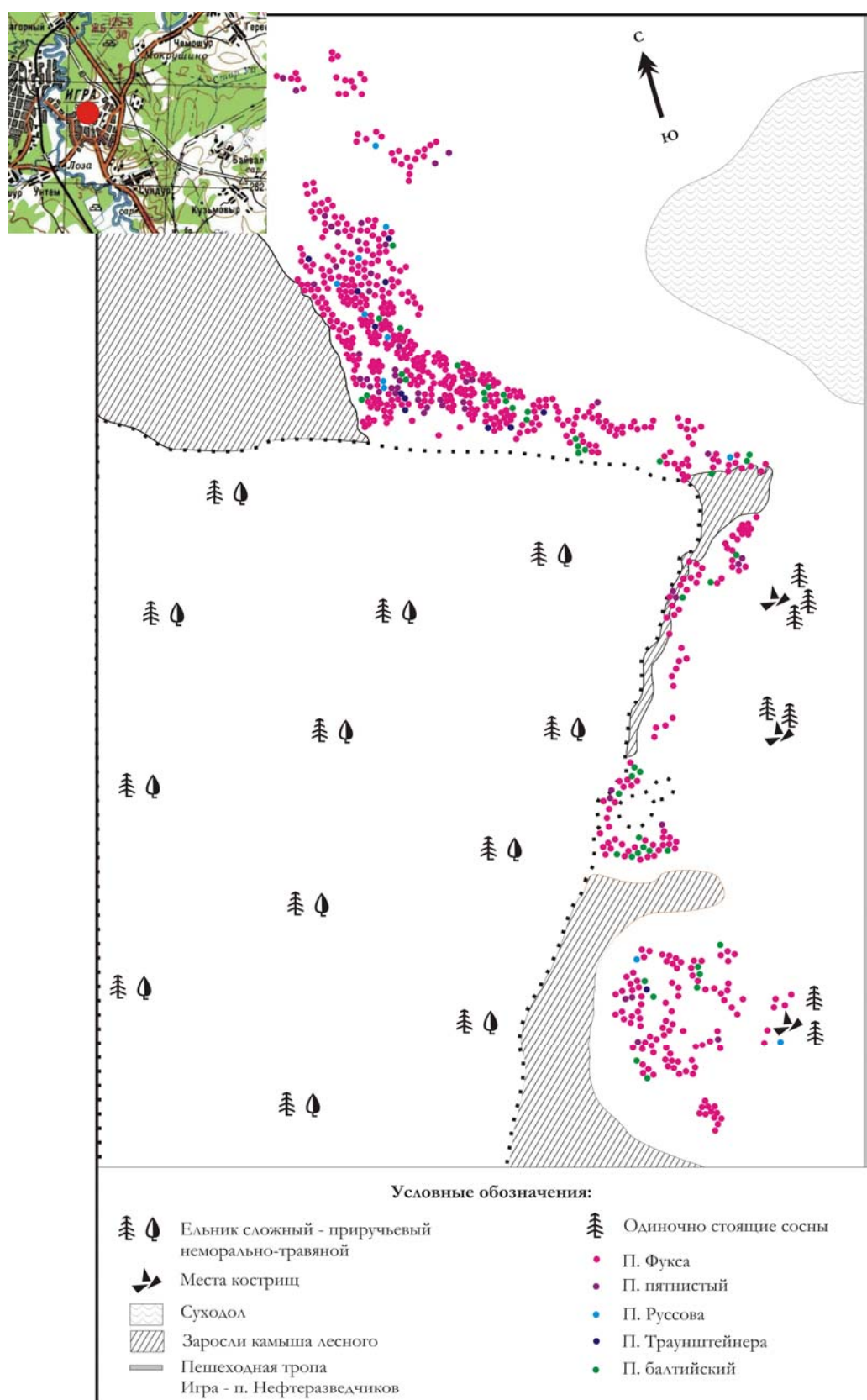


Рис. 7. Карта-схема локализации особей видов Пальчатокоренников на территории памятника природы «Игра-Чемошур»

Сводная фитоценологическая таблица геоботанических описаний
памятника природы «Игра-Чемошур» и дер. Сундур

Распределение по географическим районам географических объектов, расположенных в границах территории "Иссык-Куль" и деп. Чулым

№	Название объекта	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192	193	194	195	196	197	198	199	200	201	202	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232	233	234	235	236	237	238	239	240	241	242	243	244	245	246	247	248	249	250	251	252	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262	263	264	265	266	267	268	269	270	271	272	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282	283	284	285	286	287	288	289	290	291	292	293	294	295	296	297	298	299	300	301	302	303	304	305	306	307	308	309	310	311	312	313	314	315	316	317	318	319	320	321	322	323	324	325	326	327	328	329	330	331	332	333	334	335	336	337	338	339	340	341	342	343	344	345	346	347	348	349	350	351	352	353	354	355	356	357	358	359	360	361	362	363	364	365	366	367	368	369	370	371	372	373	374	375	376	377	378	379	380	381	382	383	384	385	386	387	388	389	390	391	392	393	394	395	396	397	398	399	400	401	402	403	404	405	406	407	408	409	410	411	412	413	414	415	416	417	418	419	420	421	422	423	424	425	426	427	428	429	430	431	432	433	434	435	436	437	438	439	440	441	442	443	444	445	446	447	448	449	450	451	452	453	454	455	456	457	458	459	460	461	462	463	464	465	466	467	468	469	470	471	472	473	474	475	476	477	478	479	480	481	482	483	484	485	486	487	488	489	490	491	492	493	494	495	496	497	498	499	500	501	502	503	504	505	506	507	508	509	510	511	512	513	514	515	516	517	518	519	520	521	522	523	524	525	526	527	528	529	530	531	532	533	534	535	536	537	538	539	540	541	542	543	544	545	546	547	548	549	550	551	552	553	554	555	556	557	558	559	560	561	562	563	564	565	566	567	568	569	570	571	572	573	574	575	576	577	578	579	580	581	582	583	584	585	586	587	588	589	590	591	592	593	594	595	596	597	598	599	600	601	602	603	604	605	606	607	608	609	610	611	612	613	614	615	616	617	618	619	620	621	622	623	624	625	626	627	628	629	630	631	632	633	634	635	636	637	638	639	640	641	642	643	644	645	646	647	648	649	650	651	652	653	654	655	656	657	658	659	660	661	662	663	664	665	666	667	668	669	670	671	672	673	674	675	676	677	678	679	680	681	682	683	684	685	686	687	688	689	690	691	692	693	694	695	696	697	698	699	700	701	702	703	704	705	706	707	708	709	710	711	712	713	714	715	716	717	718	719	720	721	722	723	724	725	726	727	728	729	730	731	732	733	734	735	736	737	738	739	740	741	742	743	744	745	746	747	748	749	750	751	752	753	754	755	756	757	758	759	760	761	762	763	764	765	766	767	768	769	770	771	772	773	774	775	776	777	778	779	780	781	782	783	784	785	786	787	788	789	790	791	792	793	794	795	796	797	798	799	800	801	802	803	804	805	806	807	808	809	810	811	812	813	814	815	816	817	818	819	820	821	822	823	824	825	826	827	828	829	830	831	832	833	834	835	836	837	838	839	840	841	842	843	844	845	846	847	848	849	850	851	852	853	854	855	856	857	858	859	860	861	862	863	864	865	866	867	868	869	870	871	872	873	874	875	876	877	878	879	880	881	882	883	884	885	886	887	888	889	890	891	892	893	894	895	896	897	898	899	900	901	902	903	904	905	906	907	908	909	910	911	912	913	914	915	916	917	918	919	920	921	922	923	924	925	926	927	928	929	930	931	932	933	934	935	936	937	938	939	940	941	942	943	944	945	946	947	948	949	950	951	952	953	954	955	956	957	958	959	960	961	962	963	964	965	966	967	968	969	970	971	972	973	974	975	976	977	978	979	980	981	982	983	984	985	986	987	988	989	990	991	992	993	994	995	996	997	998	999	1000	1001	1002	1003	1004	1005	1006	1007	1008	1009	1010	1011	1012	1013	1014	1015	1016	1017	1018	1019	1020	1021	1022	1023	1024	1025	1026	1027	1028	1029	1030	1031	1032	1033	1034	1035	1036	1037	1038	1039	1040	1041	1042	1043	1044	1045	1046	1047	1048	1049	1050	1051	1052	1053	1054	1055	1056	1057	1058	1059	1060	1061	1062	1063	1064	1065	1066	1067	1068	1069	1070	1071	1072	1073	1074	1075	1076	1077	1078	1079	1080	1081	1082	1083	1084	1085	1086	1087	1088	1089	1090	1091	1092	1093	1094	1095	1096	1097	1098	1099	1100	1101	1102	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112	1113	1114	1115	1116	1117	1118	1119	1120	1121	1122	1123	1124	1125	1126	1127	1128	1129	1130	1131	1132	1133	1134	1135	1136	1137	1138	1139	1140	1141	1142	1143	1144	1145	1146	1147	1148	1149	1150	1151	1152	1153	1154	1155	1156	1157	1158	1159	1160	1161	1162	1163	1164	1165	1166	1167	1168	1169	1170	1171	1172	1173	1174	1175	1176	1177	1178	1179	1180	1181	1182	1183	1184	1185	1186	1187	1188	1189	1190	1191	1192	1193	1194	1195	1196	1197	1198	1199	1200	1201	1202	1203	1204	1205	1206	1207	1208	1209	1210	1211	1212	1213	1214	1215	1216	1217	1218	1219	1220	1221	1222	1223	1224	1225	1226	1227	1228	1229	1230	1231	1232	1233	1234	1235	1236	1237	1238	1239	1240	1241	1242	1243	1244	1245	1246	1247	1248	1249	1250	1251	1252	1253	1254	1255	1256	1257	1258	1259	1260	1261	1262	1263	1264	1265	1266	1267	1268	1269	1270	1271	1272	1273	1274	1275	1276	1277	1278	1279	1280	1281	1282	1283	1284	1285	1286	1287	1288	1289	1290	1291	1292	1293	1294	1295	1296	1297	1298	1299	1300	1301	1302	1303	1304	1305	1306	1307	1308	1309	1310	1311	1312	1313	1314	1315	1316	1317	1318	1319	1320	1321	1322	1323	1324	1325	1326	1327	1328	1329	1330	1331	1332	1333	1334	1335	1336	1337	1338	1339	1340	1341	1342	1343	1344	1345	1346	1347	1348	1349	1350	1351	1352	1353	1354	1355	1356	1357	1358	1359	1360	1361	1362	1363	1364	1365	1366	1367	1368	1369	1370	1371	1372	1373	1374	1375	1376	1377	1378	1379	1380	1381	1382	1383	1384	1385	1386	1387	1388	1389	1390	1391	1392	1393	1394	1395	1396	1397	1398	1399	1400	1401	1402	1403	1404	1405	1406	1407	1408	1409	1410	1411	1412	1413	1414	1415	1416	1417	1418	1419	1420	1421	1422	1423	1424	1425	1426	1427	1428	1429	1430	1431	1432	1433	1434	1435	1436	1437	1438	1439	1440	1441	1442	1443	1444	1445	1446	1447	1448	1449	1450	1451	1452	1453	1454	1455	1456	1457	1458	1459	1460	1461	1462	1463	1464	1465	1466	1467	1468	1469	1470	1471	1472	1473	1474	1475	1476	1477	1478	1479	1480	1481	1482	1483	1484	1485	1486
---	------------------	---	---	---	---	---	---	---	---	---	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	-----	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------	------

**Сводная таблица встречаемости видов-спутников в сообществах с участием
Пальчатокоренников (по данным геоботанических описаний)**

№	Названия видов	Частота встречаемости						
		<i>D. baltica</i> – П. балтийский	<i>D. cruenta</i> – П. кровавый	<i>D. incarnata</i> – П. мясо-красный	<i>D. maculata</i> – П. пятнистый	<i>D. russowii</i> – П. Руссова	<i>D. traunsteineri</i> – П. Траунштейнера	<i>D. fuchsii</i> – П. Фукса
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Берёзовые								
1	<i>Alnus incana</i> (L.) Moench. (Ольха серая)	3		1	3	3	3	12
2	<i>Betula pendula</i> Roth (Береза повислая)			4				1
Бобовые								
1	<i>Chrysaspis spadicea</i> (L.) Greene. (Златоштитник каштановый)	5			9	2	2	19
2	<i>Lathyrus pratensis</i> L. (Чина луговая)	21	1	11	23	8	7	81
3	<i>Medicago lupulina</i> L. (Люцерна хмелевидная)	1	2	6	1		1	2
4	<i>Melilotus albus</i> Medik. (Донник белый)		1	2				
5	<i>Melilotus officinalis</i> L. (Донник лекарственный)			4				
6	<i>Trifolium pratense</i> L. (Клевер луговой)	26	1	13	14	6	7	58
7	<i>Trifolium repens</i> L. (Клевер ползучий)	13	4	18	7	5	2	41
8	<i>Vicia cracca</i> L. (Горошек мышиный)	8			6	5	5	21
9	<i>Vicia sepium</i> L. (Горошек заборный)	10	2	10	9	2	3	39
Бурачниковые								
1	<i>Myosotis palustris</i> (L.) L. (Незабудка болотная)	7		1	5	2	2	19
Валериановые								
1	<i>Valeriana officinalis</i> L. (Валериана аптечная)			1				
Ворсянковые								
1	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult. (Короставник полевой)	1						5
Гвоздичные								
1	<i>Coronaria flos-cuculi</i> (L.) A. Br. (Горицвет кукушкин)	5			9	4	4	23
2	<i>Dianthus deltoides</i> L. (Гвоздика травянка)	4			8	4	2	22
3	<i>Stellaria longifolia</i> Muehl. ex Willd. (Звездчатка длиннолистная)	4		2	4	1	1	12
4	<i>Steris viscaria</i> (L.) Rafin. (Смолка обыкновенная)	5			4	2		19
Гераниевые								
1	<i>Geranium pratense</i> L. (Герань луговая)	2		2	2	1		10
Гречиховые								
1	<i>Rumex acetosa</i> L. (Щавель кислый)				1	1		4
2	<i>Rumex acetosella</i> L. (Щавель кисленький, или Щавелёк)	1		2	4		1	7
Яснотковые								
1	<i>Glechoma hederacea</i> L. (Будра плющевидная)	6			1		2	14
2	<i>Mentha arvensis</i> L. (Мята полевая)			4	1			1
3	<i>Prunella vulgaris</i> L. (Черноголовка обыкновенная)	21		5	17	7	5	77
4	<i>Scutellaria galericulata</i> L. (Шлемник обыкновенный)	12			11	3	7	31

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Зверобойные								
1	Hypericum maculatum L. (Зверобой пятнистый)	1		5	2		1	7
2	Hypericum perforatum L. (Зверобой продырявленный)	14			17	7	6	62
Мятликовые								
1	Agrostis gigantea Roth (Полевица гигантская)				1			1
2	Agrostis stolonifera L. (Полевица побегообразующая)	12			8	5	5	41
3	Agrostis tenuis Schreb. (Полевица тонкая)	22			26	7	8	87
4	Alopecurus pratensis L. (Лисохвост луговой)	10		1	4	1	4	22
5	Anthoxanthum odoratum L. (Душистый колосок обыкновенный)	19		1	23	8	7	74
6	Bromopsis inermis (Leys.) Holub (Кострец безостый)	2	1	7	3	1		9
7	Calamagrostis epigeios (L.) Roth. (Вейник наземный)	7	1	1	7	2		25
8	Dactylis glomerata L. (Ежа сборная)	10	1	7	10	5	2	43
9	Deschampsia cespitosa (L.) Beauv. (Щучка дернистая)	22	1	8	23	4	6	80
10	Elytrigia repens (L.) Nevski. (Пырей ползучий)		1	6				
11	Festuca pratensis Huds. (Овсяница луговая)	25	2	15	24	9	10	82
12	Festuca rubra All. (Овсяница красная)	14	1	13	11	5	7	57
13	Glyceria notata Chevall. (Манник замеченный, или складчатый)	16			11	3	4	47
14	Phalaroides arundinacea (L.) Rauschnert (Двукосточник тростниковидный)			2				
15	Phleum pratense L. (Тимофеевка луговая)	15		1	22	6	8	64
16	Poa pratensis L. (Мятлик луговой)	14			8	4	4	40
17	Poa trivialis L. (Мятлик обыкновенный)	5		2	14	4	4	40
Сельдереевые								
1	Aegopodium podagraria L. (Сныть обыкновенная)	4		1	3			7
2	Anthriscus sylvestris (L.) Hoffm. (Купырь лесной)	2		1	4	2	1	13
3	Carum carvi L. (Тмин обыкновенный)	8		9	11	4	3	39
4	Pimpinella saxifraga L. (Бедренец камнеломка)	7	3	12	4	5	1	28
Ивовые								
1	Populus tremula L. (Тополь дрожащий, или Осина)	8	2	5	1	1	1	15
2	Salix cinerea L. (Ива пепельная)		1	5				
3	Salix cinerea X myrsinifolia			2				
4	Salix cinerea X viminalis		1	3				
5	Salix myrsinifolia Salisb. (Ива мирзинолистная, или чернеющая)	1	2	10	1	3	2	8
6	Salix myrsinifolia X cinerea		1	1				
7	Salix pentandra L. (Ива пятичлениковая)		1	1				
8	Salix viminalis L. (Ива корзиночная)			2				
9	Salix viminalis X cinerea			1				
Истодовые								
1	Poligala comosa Schkuhr. (Истод хохлатый)		2	8	1			3
Кисличные								
1	Oxalis acetosella L. (Кислица обыкновенная)	2						2
Колокольчиковые								
1	Campanula patula L. (Колокольчик раскидистый)	3			7	3	2	18
Крапивные								
1	Urtica dioica L. (Крапива Двудомная)			1				

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Крестоцветные (капустные)								
1	Bunias L. (Свербига восточная)			2				
Крушиновые								
1	Frangula alnus Mill. (Крушина ломкая)				1			1
Лютиковые								
1	Ranunculus acris L. (Лютик едкий)	12		15	20	3	4	48
2	Ranunculus repens L. (Лютик ползучий)	1			2	3		11
Мареновые								
1	Galium aparine L. (Подмаренник цепкий)	1				1		3
2	Galium mollugo L. (Подмаренник мягкий)	8	5	15	13	4	5	32
3	Galium rivale (Sibth.et Smith)Griseb. (Подмаренник приручейный)	12		5	14	3	5	50
Норичниковые								
1	Rhinanthus angustifolius C.C. Gmel. (Погремок узколистный)	8			9	2	3	27
2	Veronica chamaedrys L. (Вероника дубравная)	8	1	10	10	2	3	35
3	Veronica longifolia L. (Вероника длиннолистная)	7			2		3	21
4	Veronica teucrium L. (Вероника широколистная)			1				
Осоковые								
1	Carex elongata L. (Осока удлинненная)			1	2	1	1	7
2	Carex pallescens L. (Осока бледноватая)	13		1	15	2	4	51
3	Carex canescens L. (Осока сероватая)	15			17	5	5	56
4	Carex acuta L. (Осока острая)	15	2	7	18	7	5	61
5	Scirpus sylvatica L. (Камыш лесной)	9		1	8	1	2	27
6	Carex vesicaria L. (Осока пузырчатая)			1				
7	Carex rostrata L. (Осока вздутая)			1				
Примуловые								
1	Lysimachia nummularia L. (Вербейник монетчатый, или Луговой чай)	1			2	1	1	2
Подорожниковые								
1	Plantago lanceolata L. (Подорожник ланцетолистный)	16		7	21	8	6	71
2	Plantago major L. (Подорожник большой)	3		4	2	1	1	7
3	Plantago media L. (Подорожник средний)	3		4	5	3	3	25
Рогозовые								
1	Typha latifolia L. (Рогоз широколистный)		1	4				
Розоцветные (розовые)								
1	Alchemilla vulgaris L. (Манжетка обыкновенная)	29		8	29	10	10	104
2	Filipendula ulmaria (L.) Maxim. (Лабазник вязолистный)	18		5	15	6	1	56
3	Fragaria moschata Duch. (Земляника мускусная)	7					1	16
4	Geum rivale L. (Гравилат речной)	4		6	7	3	4	20
5	Potentilla anserina L. (Лапчатка гусиная)	24	4	14	27	10	10	97
6	Rosa majalis Herrm. (Роза майская)	2		2	2			10
7	Rubus arcticus L. (Малина арктическая)	1			1			6
8	Rubus caesius L. (Ежевика)	2			1	1		3
9	Rubus idaeus L. (Малина обыкновенная)	1			1			4

1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ситниковые								
1	Juncus compressus Jacq. (Ситник сплюснутый)	4	5	11	2	1		9
2	Juncus filiformis L. (Ситник нитевидный)	13			17	5	5	52
3	Luzula pallescens Sw. (Ожика бледноватая)	15			13	6	3	56
4	Luzula pilosa L. (Ожика волосистая)	5			12	1	4	26
Астровые (сложноцветные)								
1	Achillea millefolium L. (Тысячелистник обыкновенный)	22	4	10	25	8	8	81
2	Antennaria dioica (Z.) Gaertn. (Кошачья лапка двудомная)	2			3		1	7
3	Anthemis subinctoria Dobroc. (Пупавка светло-желтая)	4	2	5	3			8
4	Artemisia vulgaris L. (Полынь обыкновенная)		5	15				
5	Bidens tripartita L. (Черёда трехраздельная)			2				
6	Centaurea scabiosa L. (Василек шероховатый)	2	2	10	3			14
7	Cichorium intybus L. (Цикорий обыкновенный)		1	10				
8	Crepis paludosa (L.) Moench. (Скёрда болотная)	8		1	7	2	2	28
9	Lactuca serriola L. (Латук дикий, или компасный)		6	13				
10	Leucanthemum vulgare Lam. (Нивяник обыкновенный)	9	6	16	12	5	4	44
11	Onopordum acanthium L. (Татарник колючий)				2			4
12	Pilosella officinarum F.Schultz et Sch. Bip. (Ястребиночка волосистая)	4			3			20
13	Pilosella onegensis Norrl. (Ястребиночка онежская)	3		1	6	2	1	20
14	Sonchus oleraceus L. (Осот огородный)	1		9	1	1		2
15	Taracetum vulgare L. (Пижма обыкновенная)		2	13				
16	Taraxacum agg. officinale L. (Одуванчик лекарственный)	4	5	23	3	3		10
17	Tussilago farfara L. (Мать-и-мачеха обыкновенная)		6	21				
Сосновые								
1	Picea obovata Ledeb. (Ель сибирская)	5	1	6	5	2	2	18
2	Pinus sylvestris L. (Сосна обыкновенная)		1		1			1
Фиалковые								
1	Viola canina L. (Фиалка собачья)	8		1	14	3	6	38
2	Viola epipsila Ledeb. (Фиалка сверху-голая)	9		2	15	5	3	44
3	Viola mirabilis L. (Фиалка удивительная)	3				1	2	6
Хвощовые								
1	Equisetum palustre L. (Хвощ болотный)	12		9	8	4	4	48
2	Equisetum sylvaticum L. (Хвощ лесной)	11			11	1	1	28
Щитовниковые								
1	Dryopteris filix-max (L.) Schott. (Щитовник мужской)	1			1			2

Научное издание

На 4 странице обложки авторы работы:
Шадрин Василий Андреевич – доцент, канд. биол. наук,
Почетный работник сферы образования РФ
Коровкина (Дубровская) Мария Владимировна – эколог,
магистр экологии и природопользования

**ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ОРХИДЕЙ
РОДА ПАЛЬЧАТОКОРЕННИК (*DACTYLORHIZA NEVSKI*)
(НА ПРИМЕРЕ ПАМЯТНИКА ПРИРОДЫ
«ИГРА-ЧЕМОШУР» ИГРИНСКОГО РАЙОНА)**

Монография

Компьютерный набор и верстка *В. А. Шадрин, О. К. Шадрина*
Обложка *В. А. Шадрин, О. К. Шадрина*

Авторская редакция

Отпечатано с оригинал-макета заказчика

Подписано в печать 31.08.2021. Формат 60х84 ¹/₈.
Усл. печ. л. 12,09. Уч.-изд. л. 5,05.
Тираж 300 экз. Заказ № 1636.

Издательский центр «Удмуртский университет»
426034, Ижевск, Университетская, д 1, корп. 4, каб. 207
Тел./Факс: +7(3412) 500-295 E-mail: editorial@udsu.ru

Типография Издательского центра «Удмуртский университет»
426034, Ижевск, Университетская, д 1, корп. 2
Тел. 68-57-18

